ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 77
7
ИЮЛЬ

„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин,
В. С. Ипатов, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл,
К. М. Сытник, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*),
I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, V. S. Ipatov, N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich,
L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, G. P. Yakovlev

Зав. редакцией *И. В. Румянцева.* Технический редактор *А. Ф. Сергеев*
Корректоры *Ф. Я. Петрова* и *Е. В. Шестакова*

Компьютерный набор и изготовление оригинал-макета
ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Телефон (812) (213-35-59)

Сдано в набор 7.04.92. Подписано к печати 01.07.92. Формат 70×100$^1/_{16}$.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.05.
Усл. кр.-отт. 11.45. Уч.-изд. л. 12.71. Тираж 1509. Тип. зак. 1953. С 167.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», С.-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука».
Ботанический журнал, 1992 г.

УДК 582.5/9 : 581.16. : 575.8

© 1992

А. М. Агаджанян

К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ САМОСОВМЕСТИМОСТИ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ: ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ

A. M. AGADJANIAN. ON THE EVOLUTION OF SELF-COMPATIBILITY IN ANGIOSPERMS: THE GENOMIC MUTATIONS

Ранее нами (Агаджанян, 1991) рассмотрен вопрос о значении генных мутаций в возникновении и становлении самосовместимости у покрытосеменных. В настоящей работе обсуждается роль геномных мутаций (авто- и аллополиплоидии) в эволюции автофертильности у видов с различными системами несовместимости. Показано, что автополиплоидизация в той или иной мере нарушает самонесовместимость не только у видов с 1-локусной гаметофитной системой несовместимости, как это обычно считается, но и у видов с другими системами несовместимости. Установлено, что еще более мощным средством устранения самонесовместимости является амфиплоидия, хотя ее влияние на данный признак гораздо слабее, чем влияние генных мутаций.

Полиплоидия является важным фактором эволюции растений. Трудно переоценить значение первого этапа полиплоидизации (т. е. перехода организмов из гаплоидного состояния в диплоидное), приведшего к возникновению полового процесса. Дальнейшая полиплоидизация, т. е. увеличение диплоидного числа хромосом (что собственно и понимается под термином «полиплоидия»), произошла главным образом у цветковых растений (Стеббинс, 1956а). По оценке G. Stebbins (Стеббинс, 1956а), доля полиплоидных видов у покрытосеменных составляет приблизительно 1/3, причем чаще всего полиплоидия в природе связана с гибридизацией между видами или между разными расами внутри вида. По более поздним данным V. Grant (Грант, 1980), почти 1/2 видов покрытосеменных — это полиплоиды, главным образом аллополиплоиды. В то же время полиплоидия не характерна для современных голосеменных, среди которых полиплоидными являются только 5% видов (Муратова, Круклис, 1982).

Как изменяется самонесовместимость под влиянием полиплоидизации? Мы знаем (Stebbins, 1957; Lewis, Crowe, 1958; Pandey, 1968, 1981), что основными механизмами нарушения самонесовместимости являются генные мутации в S-локусе (локусе несовместимости). Хорошо известно, что в результате последовательных поэтапных изменений S-гена от анцестральных автостерильных видов образовались современные самосовместимые виды. Впервые модель эволюции самосовместимости предложили D. Lewis и L. Growe (1958). Согласно модели, для перехода от полной самонесовместимости к полной самосовместимости требуется 3-ступенчатая мутация S-гена. Нами (Агаджанян, 1980, 1991) показана возможность возникновения и становления полной самосовместимости посредством 2-ступенчатой мутации этого гена. Такие ступенчатые изменения S-гена приводят к коренным преобразованиям самонесовместимости. Однако, как оказалось, имеются также факторы более слабого, хотя и вполне определенного воздействия на самосовместимость. К ним относится и полиплоидия. Еще до начала экспериментальных работ в этой области было обращено внимание на различия между видами по уровню самонесовместимости в зависимости от их плоидности. Замечено, например, что самонесовместимость у диплоидной черешни выражена намного сильнее, чем у яблони, груши и сливы, являющихся естественными полиплоидами (Крен, Лоуренс, 1936; Crane, Lewis, 1942), что у картофеля все естественные полиплоидные виды ($2n = 36, 48, 60, 72$), кроме тетраплоидного *Solanum tuquerrense* Hawk, самосовместимы, а диплоидные, за исключением 4—5 видов, самонесовместимы (Pandey, 1960; Grun, Radlow, 1961; Abdalla, 1970). Среди полиплоидов вообще отсутствуют строгие перекрестноопылители (Grant, 1956; Грант, 1984).

Многие исследователи (Мирюта, 1962; Жуковский, 1971; Lewin, 1971; Бриггс, Ноулз, 1972) считают, что полиплоидизация изменяет аллогамию в автогамию. Есть также авторы, которые придерживаются несколько иных взглядов. Stebbins (Стеббинс, 1956а), например, считает, что если диплоиды в сильной степени самонесовместимы, то и автотетраплоиды, весьма вероятно, будут такими же. Но если у диплоидов наблюдается определенная самосовместимость, то у автотетраплоидов она может сильно возрасти.

В отношении диплоидных видов с моногенным гаметофитным контролем реакции несовместимости (гаметофитной называется система, при которой реакция пыльцы определяется ее собственным гаплоидным генотипом) имеются данные, однозначно указывающие на то, что автополиплоидизация в большинстве случаев нарушает самонесовместимость. Такие данные получены на видах родов *Pyrus* (Crane, Lewis, 1942), *Petunia* (Stout, Chandler, 1941; Stout, 1952), *Trifolium* (Atwood, 1944; Brewbaker, 1953, 1954, 1957; Pandey, 1956; Вавилов и др., 1981), *Malus* (Бавтуто, 1977), *Solanum* (Magoon et al., 1958; Pandey, 1960; Лебедева, 1965), *Lycopersicon* (Георгиева, 1976), *Nicotiana* (Вайсман, Малецкий, 1974), *Arrhostoxylum* (Raghuvanshi, Pathak, 1980), *Ribes* (Бавтуто и др., 1984), *Rosa* (Cole, Melton, 1986) и др. Любопытно, что уменьшение или даже преодоление самонесовместимости наблюдается и под влиянием удвоения одного лишь участка хромосомы, несущего S-ген (Brewbaker, Natarajan, 1960). Интересны в связи с этим представления J. L. Brewbaker (цит. по: Суриков, 1972а) о том, что мутация автофертильности у диплоидных видов обычно является результатом дупликации S-локуса. В другой работе Brewbaker (Брюбейкер, 1966) отмечает, что автофертильные мутации — большей частью результат потери или делеции этого локуса.

Таким образом, полиплоидизация в той или иной мере ослабляет самонесовместимость у видов с монофакториально гаметофитной несовместимостью (несовместимость типа Nicotiana). Если, однако, удвоение диплоидного генома не снимает самонесовместимости, то задача эта решается при еще большем увеличении числа хромосом. Например, у естественных полиплоидов яблони и груши, как говорилось выше, самонесовместимость устранена лишь частично, а дальнейшее удвоение набора хромосом приводит к полной ее ликвидации. Аналогичную картину мы наблюдаем у естественного тетраплоида посевной люцерны *Medicago sativa* L., у которой самонесовместимость претерпела только частичные изменения. Между тем у гексаплоидов (искусственных) люцерны автофертильность выражена достаточно хорошо (Жуковский, 1971). D. Lewis (1943, 1947, 1954) пришел к выводу, что причиной возникновения самосовместимости при полиплоидизации самонесовместимых диплоидных видов является конкурентное взаимодействие между разными S-аллелями в диплоидном пыльцевом зерне. Об этом говорит, например, тот факт, что если полиплоиды S-гетерозигот у энотеры (Lewis, 1943) и петунии (Brewbaker, Natarajan, 1960) оказываются автофертильными, то полиплоидизация S-гомозигот не приводит к устранению у них самонесовместимости.

Можно предположить, что в диплоидной пыльце автотетраплоида все аллели S-гена способны к конкурентному взаимодействию, поэтому у гетерозиготного полиплоидного растения самонесовместимость никогда не бывает реализована полностью. Следует вместе с тем заметить, что, поскольку у диплоидов существует полиморфизм по силе действия S-аллелей, степень изменения самонесовместимости после полиплоидизации у каждого конкретного гетерозиготного растения окажется разной. Экспериментальное подтверждение этого получено на *Oenothera organensis* Munz. ex Emerson (Lewis, 1943) и *Nicotiana alata* S. K. et Otto (Вайсман, Малецкий, 1974).

При всем этом считается (Lewis, 1954; Уильямс, 1968; Pandey, 1973), что индивидуальное действие S-аллелей в полиплоидных столбиках остается неизменным, что подразумевает преодоление в процессе естественного отбора взаимодействия между разными S-аллелями в пестике на уровне диплоидов. Отбор на независимое действие S-аллелей в диплоидном пестике осуществляется либо путем исключения взаимодействующих аллелей, либо путем изменения генетической среды, либо обоими способами одновременно (Pandey, 1957, 1960).

Таким образом, естественный отбор должен был устранить взаимодействие между S-аллелями в пестике. Этот вывод основан на том, что тетраплоидные пестики сохраняют свою ингибирующую функцию в отношении несовместимых гаплоидных пыльцевых трубок. Думается, однако, что это обстоятельство не может служить строгим доказательством самостоятельного действия S-аллелей в пестике. Скорее всего, ослабление ингибирующей функции тетраплоидных пестиков в результате взаимодействия между различающимися S-аллелями оказывается просто недостаточным для того, чтобы они (пестики) лишились способности отвергать несовместимую гаплоидную пыльцу. В пользу этого предположения свидетельствуют следующие факты. Известно, что автофертильный тетраплоид культурного картофеля *Solanum tuberosum* L. воспринимает пыльцу дикого диплоидного вида *S. verrucosum* Schlecht. (Камераз, 1973). Если допустить, что в пестиках тетраплоидов S-аллели продолжают действовать независимо, то, разумеется, и обратный процесс, т. е. деполиплоидизация, также не должен затрагивать активности аллелей несовместимости. На самом же деле дигаплоиды *S. tuberosum* не только сразу становятся самонесовместимыми, но и приобретают способность отвергать пыльцу самосовместимого диплоида *S. verrucosum* (Abdalla, 1970; Будин, 1972).

Lewis (1943) считает, что при неполном устранении самонесовместимости у автотетраплоидов вероятность их сохранения в природе становится очень малой, так как при этом уменьшается перекрестная совместимость внутри популяции. Для обеспечения того же уровня внутрипопуляционной совместимости автостерильному тетраплоиду нужно иметь большее число S-аллелей, чем диплоиду (Бриггс, Ноулз, 1972). Вот почему все естественные автотетраплоидные формы самонесовместимых видов являются либо автофертильными, либо (если они автостерильны) приспособленными к вегетативному размножению (Lewis, 1943).

До сих пор речь шла о видах с гаметофитной системой несовместимости, контролируемой множественными аллелями 1 локуса. А как обстоит дело у видов с 2-локусной комплементарной системой несовместимости? Считается, что в этой системе аллели каждого из S-генов утратили способность взаимодействовать друг с другом и специализировались на комплементарном взаимодействии с аллелями другого S-гена (Lundqvist, 1957, 1965, 1975). Отсюда сделан вывод, что у видов с дигенной несовместимостью удвоение числа хромосом не приводит к изменению самонесовместимости. A. Lundqvist (1975) подчеркивает, что отсутствие конкурентного взаимодействия в гетерозиготной диплоидной пыльце делает комплексную систему несовместимости похожей на систему спорофитного контроля.

Надо, однако, заметить, что в литературе имеются экспериментальные данные, показывающие более или менее заметное ослабление самонесовместимости у некоторых видов с комплексной системой несовместимости. Такие данные получены, например, на культурной ржи рядом исследователей (Федоров и др., 1971; Суриков, 1972б; Молчан, 1973; Кедров-Зихман и др., 1978), в том числе и Lundqvist (1974), которому, как было отмечено, принадлежит идея об отсутствии конкурентного взаимодействия между S-аллелями в гетерозиготной пыльце у видов с 2-локусной системой несовместимости. В этих работах Lundqvist показал также, что тетраплоидная рожь более устойчива к инбредной депрессии, чем диплоидная. Да это и понятно, поскольку теоретически доказано, что по мере увеличения степени полиплоидизации растений резко снижается темп приближения популяции к гомозиготному состоянию при инбридинге (Савченко, 1971; Шевцов, 1983). Ослабление самонесовместимости под влиянием полиплоидии обнаружено также у мексиканских видов *Solanum pinnatisectum* Dun. (Magoon et al., 1958) и *S. bulbocastanum* Dun. (Оверчук, 1971), которым в отличие от многих видов *Solanum* присуща 2-локусная система несовместимости (Pandey, 1960, 1962).

Имеются свидетельства того, что у сахарной свеклы автотетраплоиды являются менее самонесовместимыми, чем диплоиды (Шевцов, 1975). Более распространенным, однако, является мнение, что у этой культуры полиплоидия не влияет на самонесовместимость (Малецкий, Жумабеков, 1974; Панин, Рыбак, 1975, 1982; Малецкий, 1983). С. И. Малецкий и Е. Ж. Жумабеков (1974) полагают, что если у видов с 1-локусной гаметофитной системой несовместимости в диплоидной пыльце автотетраплоидов наиболее часто встречается конкурентное межаллельное взаимодействие, то и у диплоидов после дупликации S-локуса и образования в результате этого 2-го локуса несовместимости, как у свеклы и некоторых других растений, между 2 независимыми локусами в гаплоидной пыльце, кроме других типов взаимодействия, должны возникать и конкурентные. Однако если естественный отбор направлен на поддержание самонесовместимости, то из состава популяции после удвоения S-локуса, по мнению авторов, будут элиминироваться те аллели, взаимодействие между которыми приводит к автофертильности. Следовательно, если конкурентно взаимодействующие S-аллели уже элиминированы в популяциях диплоидов, то полиплоидизация последних не приведет к нарушению механизма подавления роста пыльцевых трубок и признак самонесовместимости у тетраплоидов сахарной свеклы полностью сохранится. И все же авторы в некоторых случаях допускают возможность слабого конкурентного взаимодействия в пыльцевой трубке, что и приводит к ослаблению фенотипического проявления несовместимости (псевдосамосовместимость).

Имеются косвенные данные, которые, на наш взгляд, определенно свидетельствуют об ослаблении под влиянием полиплоидии реакции самонесовместимости у свеклы и других растений с комплексной системой несовместимости, а возможно, даже у видов со спорофитным контролем самонесовместимости. Многие авторы (Дубинин, Панин, 1967; Панин, 1967; Бережко, 1972; Малецкий, 1976, 1983; и др.) указывали на значительное селективное преимущество гаплоидной пыльцы сахарной свеклы по сравнению с диплоидной на генотипах как диплоидных, так и тетраплоидных растений. В результате предпочтительного оплодотворения гаплоидной пыльцой при свободном переопылении диплоидов и автотетраплоидов бóльшая часть семян на тетраплоидных растениях оказывается триплоидной, а на растениях диплоидного компонента семена бывают в основном диплоидными. Пожалуй, еще более убедительные данные получены при изучении отношений совместимости между тетраплоидной и диплоидной рожью. Здесь при контролируемых скрещиваниях $4x \times 2x$ и $2x \times 4x$ завязывания семян практически не наблюдается (Hakansson, Ellerström, 1950; Мюнтцинг, 1956), причем ни в одной из реципрокных комбинаций пыльцевые трубки не подавляются и оплодотворение протекает нормально. Несовместимость проявляется позже в результате нарушений развития эндосперма (Hakansson, Ellerström, 1950). Следовательно, барьер несовместимости не был связан с тем, какая форма ($4x$ или $2x$) использована в качестве материнского компонента. Выяснилось, однако, что при совместном выращивании диплоидных и тетраплоидных сортов страдают (и достаточно сильно) только последние (Мюнтцинг, 1956; Дубинин, Панин, 1967).

Особенно резкое понижение урожайности тетраплоидной формы вследствие гибели гибридных зародышей наблюдается в условиях, когда она подвергается массовому воздействию пыльцы обычной диплоидной ржи. Опыты по опылению смесью пыльцы показали, что гаплоидная пыльца обладает значительно более высокой эффективностью, чем диплоидная (Мюнтцинг, 1956).

Об ослабляющем влиянии полиплоидизации на самонесовместимость у ржи свидетельствуют также следующие данные, приведенные в работе П. О. Драгневича (1986): рост пыльцевых трубок видов пырея на рыльцах пестиков диплоидной ржи был замедлен по сравнению с ростом таковых в комбинациях, при которых опылялась тетраплоидная рожь. Этим данным, очевидно, не противоречит то обстоятельство, что оплодотворение и последующее развитие гибридных зерновок в сочетаниях с тетраплоидной рожью происходили заметно хуже, чем в комбинациях, где женским компонентом скрещивания была диплоидная рожь. Этот последний факт относится не к области самонесовместимости, а к области несовместимости при отдаленной гибридизации. Как справедливо отмечает Драгневич (1986), отрицательное влияние на метаболизм и развитие зерновок оказывает увеличение дозы R-генома ржи в результате гибридизации пырея с тетраплоидной рожью.

Уменьшение конкурентоспособности диплоидной пыльцы по сравнению с гаплоидной обнаружено также у перекрестноопыляющейся автофертильной кукурузы *Zea mays* L., для которой характерно наличие гаметофитного фактора Ga (Green, 1946). Ослабление активности диплоидной пыльцы выявлено и на красном клевере *Trifolium pratense* L. (1-локусная гаметофитная несовместимость), и на обыкновенной гречихе *Fagopyrum esculentum* Moench., имеющей гетероморфную спорофитную систему самонесовместимости (Дубинин, Панин, 1967). Некоторые побочные данные, указывающие на частичное нарушение самонесовместимости под влиянием полиплоидии у видов со спорофитной детерминацией признака, получены у *Brassica campestris* var. *toria* (Партхасаратхи, Раян, 1956). По некоторым гетеростильным растениям (спорофитная система) получены и прямые свидетельства возникновения у тетраплоидных форм самосовместимости, или успешного оплодотворения при иллегитимных опылениях (Линскенс, Крох, 1970; Линскенс, 1973). Более того, автотетраплоидная гречиха по урожайности значительно превосходила диплоидную и в отличие от исходной формы оказалась способной к самоопылению (Сахаров и др., 1944).

Думается, что рассмотренный ранее (Агаджанян, 1987, 1988) и в настоящей работе фактический материал дает основание считать уменьшение конкурентной способности пыльцы косвенным доказательством снижения самонесовместимости у индуцированных тетраплоидов. Под этим в свою очередь подразумевается наличие конкурентного взаимодействия (пусть и несильного) в гетерозиготной пыльце тетраплоидов.

Приведенные факты повышения самосовместимости у автотетраплоидов некоторых культур уместно рассмотреть в связи с вопросом об отношении дигаплоидов обычного картофеля к исходным тетраплоидным сортам. Как мы знаем, пыльца автофертильного тетраплоидного вида *Solanum tuberosum* совершенно не активна в пестиках индуцированных дигаплоидов, тогда как пыльца последних хорошо совместима с пестиками тетраплоидных сортов. Такое четкое проявление феномена односторонних отношений между тетраплоидами и дигаплоидами свидетельствует о довольно серьезных различиях между ними по степени самонесовместимости. Вспомним в связи с этим следующее. Диплоидизация обоих подвидов *S. tuberosum* (subsp. *tuberosum* и subsp. *andigena*) сопровождается эффектом самонесовместимости (Abdalla, 1971; Будин, 1972). В случае же с сахарной свеклой, рожью, гречихой и другими культурами с 2-локусной гаметофитной или спорофитной системой несовместимости нарушение автостерильности в результате полиплоидизации обычно бывает частичным, а потому проявляется в основном только в некотором ослаблении конкурентоспособности диплоидной пыльцы.

Все сказанное выше относится к автополиплоидии. Однако, как известно, роль аллополиплоидии в эволюции и видообразовании гораздо шире (Левитский, 1939; Stebbins, 1950; Жуковский, 1971, 1972; Грант, 1980, 1984). Важно поэтому выяснить, как влияет аллополиплоидия на систему размножения растений. Вероятно, она сильнее нарушает самонесовместимость, чем автополиплоидия. Во всяком случае многие культурные аллополиплоиды (доля которых среди культигенных видов составляет 80%) (Конарев, 1985) высокосамосовместимы, хотя их родительские диплоидные формы нередко были перекрестноопыляющимися. Подытоживая значения явлений полиплоидии в эволюции многих культигенных видов и подчеркивая, что наиболее культурным и полезным для человечества типом возделываемых растений является полиплоидный, П. М. Жуковский (1971 : 80) вместе с тем отмечает: «Существуют опасения, что аллополиплоидия у перекрестноопылителей приводит их к самоопылению и тем самым как бы ориентирует их на гомозиготность». Он, однако, считает, что опасаться такого рода гомозиготности не следует, так как все сорта ныне недолговечны и, кроме того, создаются они теперь преимущественно путем гибридизации, чем и обеспечивается их гетерозиготность.

Интересно поведение искусственно синтезированных пшенично-ржаных амфидиплоидов — triticale. Самонесовместимый геном ржи в сочетании с самосовместимым геномом пшеницы приобретает способность к самоопылению, хотя самосовместимость тритикале не бывает такой же полной, как у пшеницы (Мюнтцинг, 1955; Шулындин, Максимова, 1973; Сечняк и др., 1980; Сечняк, Сулима, 1981; Симинел, Кильчевская, 1984; и др.). Что лежит в основе реакции самосовместимости тритикале — межгеномные взаимодействия или репрессирование генома ржи количественным преобладанием в гибридном полигеноме геномов пшеницы или ее цитоплазмой? Вероятнее всего, в этом деле «повинны» оба механизма. Но имеющиеся данные позволяют говорить весьма определенно пока лишь о дозе генома. Установлено, например, что октоплоидные triticale более самосовместимы, чем гексаплоидные (Пугачева, 1982; Симинел, Кильчевская, 1984; Пугачева, Василевская, 1985). О том, что соотношение генома пшеницы и ржи прямо отражается на уровне самосовместимости тритикале, косвенным образом свидетельствуют результаты взаимных скрещиваний октоплоидов с гексаплоидами. Так, по данным В. Е. Писарева (цит. по: Жуковский, 1971), значительно лучшие результаты в этих скрещиваниях получаются при использовании в качестве материнских особей октоплоидных тритикале.

Следовательно, хотя все тритикале являются самосовместимыми, можно полагать, что степень их перекрестноопыляемости разная и зависит от уровня плоидности амфидиплоидов. Наибольшей склонностью к аллогамии, по-видимому, характеризуются тетраплоидные тритикале с $2n=28$, где геномы ржи и пшеницы представлены в равной мере, наименьшей — аллополиплоидные гибриды с $2n=56$, у которых количество геномов пшеницы в 3 раза больше, чем геномов ржи, т. е. чем выше доля генома пшеницы в составе полиплоидного генома тритикале, тем выше уровень самосовместимости. Наоборот, секализация тритикале (увеличение доли генома ржи) приводит к усилению самонесовместимости.

Вероятно, с изменением соотношения геномов ржи и геномов пшеницы во многом связаны результаты скрещивания тритикале (пшенично-ржаные амфидиплоиды) и секалотритикумов (ржано-пшеничные амфидиплоиды) с диплоидной и тетраплоидной рожью. В этих скрещиваниях тритикале и секалотритикумы 3 уровней плоидности ($2n=28$, 42, 56) при опылении пыльцой тетраплоидной ржи, как правило, завязали больше зерновок, чем в комбинациях с диплоидной рожью (Куркиев и др., 1988). Примечательно в связи с этим, что скрещиваемость пшеницы с рожью, напротив, оказывается выше, если опылителем является диплоидная рожь (Суриков, Киссель, 1985; Шнайдер, Пеуша, 1987; и др.).

Не исключено также специфическое влияние цитоплазмы пшеницы (напомним, что полиплоидные пшеницы свою цитоплазму получили от диплоидных самосовместимых видов эгилопса) и ржи на самосовместимость созданных на их основе аллоплоидов. Ответ на этот вопрос можно получить в сравнительных испытаниях тритикале и секалотритикумов соответствующих уровней плоидности и геномного состава. Надо полагать, что у амфиплоидов, где донором цитоплазмы служит рожь (например, гексаплоидный секалотритикум), перекрестноопыляемость растений окажется выше по сравнению с амфиплоидом, имеющим цитоплазму пшеницы (например, гексаплоидный тритикале). Следует напомнить, что у алло-ржи (ядро ржи в цитоплазме пшеницы) ослаблена самонесовместимость (Ригин, 1970), а у алло-пшеницы (ядро пшеницы в цитоплазме ржи), наоборот, усилена аллогамия (Медведева, Семенова, 1970). Любопытно, что в естественном полиплоидном ряду *Triticum* наблюдается закономерное повышение самосовместимости по мере увеличения плоидности (Челак, 1982). По-видимому, это свидетельствует в пользу предположения о влиянии на самосовместимость межгеномных взаимодействий. В этом отношении большой интерес представили бы результаты сравнительного изучения тритикале, полученные от скрещивания пшеницы с автофертильными и автостерильными растениями одного и того же сорта ржи. К сожалению, ввиду стерильности пшенично-ржаных гибридов F_1 (амфигаплоидов) мы мало что можем сказать об их самосовместимости—самонесовместимости.

Влияние аллополиплоидии на автофертильность очевидно также для видов со спорофитной системой несовместимости (спорофитной считается система, когда реакция пыльцевых зерен находится под контролем диплоидного генотипа растения, производящего пыльцу). Очень показательны в этом смысле аллополиплоидные виды *Brassica*. Амфидиплоиды — горчица сарептская *B. juncea* (L.) Czern. (2n = 36), рапс *B. napus* L. var. *napus* (2n = 38) и капуста абиссинская *B. carinata* Braun (2n = 34) — автофертильны в той или иной мере, в то время как горчица черная *B. nigra* Koch. (2n = 16), сурепица *B. campestris* L. (2n = 20) и капуста *B. oleraceae* L. (2n = 18), от сочетания геномов которых произошли указанные аллополиплоидные виды, автостерильны (Жуковский, 1971; Рудь, Лутков, 1972). Как известно, автофертильным был и знаменитый амфидиплоид Raphanobrassica Г. Д. Карпеченко (1971). Если, таким образом, автополиплоидия у спорофитных видов не влияет на самонесовместимость или это влияние настолько слабое, что улавливается только косвенно, то аллополиплоидные гибриды приобретают свойство довольно выраженной автофертильности.

Следовательно, можно сказать, что аллополиплоидия является достаточно мощным средством устранения автостерильности у видов с разными системами несовместимости. Вероятно, по мере увеличения плоидности видов в пределах родов повышается их самосовместимость. А при большом полиплоидном ряде растений на некоторой ступени у них возникает уже апомиксис (Жуковский, 1971).

О том, что аллополиплоидия является более мощным средством повышения самосовместимости, чем автополиплоидия, можно весьма определенно судить по закономерностям географического распределения полиплоидов (которые, как мы уже знаем, преимущественно являются амфиплоидами) и частоты встречаемости последних у представителей разных жизненных форм. Как известно (Стеббинс, 1956б; Дубинин, Панин, 1967; Рубцова, 1983), распространение полиплоидных форм и апомиктов в естественных условиях в основном приурочено к более суровым местообитаниям (высокие широты севера и юга, высокогорья и т. д.). Известно также, что наибольшее распространение полиплоидия и апомиксис нашли у травянистых растений, а наименьшее — у древесных форм (Хохлов, 1970; Франке, 1988). Ранее нами (Агаджанян, 1987) был рассмотрен вопрос о преобладающем распространении самосовместимости и апомиксиса именно в этих неблагоприятных условиях существования и у травянистых растений, а также о том, что возникновение автофертильности у амфиплоидов и апомиктического способа размножения у полиплоидов с высоким уровнем плоидности способствовало в первую очередь широкому их расселению в суровых природных условиях.

Следует все же добавить, что влияние полиплоидии (и даже более эффективной аллополиплоидии) на самонесовместимость гораздо слабее, чем влияние генных мутаций. До сих пор не обнаружено ни одного факта, чтобы геномные мутации давали такой же эффект автофертильности, какой дают генные мутации в конечной своей стадии.

В заключение отметим, что мы коснулись только одной функции полиплоидии у растений — ослабления самонесовместимости. Бесспорно, важное эволюционное значение геномных мутаций, в особенности амфиплоидии, заключается также в длительном (в соответствии со степенью полиплоидизации) сохранении гетерозиготного эффекта вследствие значительно более медленного затухания общей гетерозиготности у полиплоидных организмов по сравнению с диплоидными в процессе инбридинга. Возможно, благодаря способности аллополиплоидов воспроизводить высокогетерозиготный генотип самосовместимость у них приобретает адаптивное значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А. М. Изменение активности S-аллелей в пестике межвидовых гибридов томата // Генетика. 1980. Т. 16. № 3. С. 493—500. — *Агаджанян А. М.* Количество пыльцы как регулятор уровня самофертильности и степени развития пола у гермафродитных видов растений // Усп. совр. биол. 1987. Т. 103. № 2. С. 298—313. — *Агаджанян А. М.* Полиморфизм растений гермафродитных видов по признакам лонгистилии, самонесовместимости и степени выраженности пола (на примере томатов) // Генетика. 1988. Т. 24. № 1. С. 126—135. — *Агаджанян А. М.* К вопросу об эволюции самосовместимости у покрытосеменных: генные мутации // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 19—32. — *Бавтуто Г. А.* Экспериментальная автополиплоидия у яблони (*Malus* Mill.) // III Съезд ВОГиС им. Н. И. Вавилова. Тез. докл. I (1). Генетика и селекция растений. Л., 1977. С. 39—40. — *Бавтуто Г. А., Петухова М. И., Шабельская Э. Ф.* Экспериментальные автополиплоиды смородины (*Ribes* L.) // Генетика. 1984. Т. 20. № 6. С. 1007—1015. — *Бережко С. Т.* Избирательность оплодотворения при скрещивании тетраплоидной и диплоидной сахарной свеклы // Полиплоидия и селекция. Минск: Наука и техника, 1972. С. 171—182. — *Бриггс Ф., Ноулз П.* Научные основы селекции растений. М.: Колос, 1972. 399 с. — *Брюбейкер Дж. Л.* Сельскохозяйственная генетика. М.: Колос, 1966. 224 с. — *Будин К. З.* Гаплоидия в селекции картофеля // Полиплоидия и селекция. Минск: Наука и техника, 1972. С. 67—77. — *Вавилов П. П., Кобыш В. А., Путников Л. И., Орлова В. С.* Влияние инбридинга на потомство клевера красного // Биологические основы повышения урожайности сельскохозяйственных культур. М., 1981. С. 85—89. — *Вайсман Н. Я., Малецкий С. И.* Взаимодействие аллелей в локусе S у полиплоидов *Nicotiana alata* S.K. et Otto // Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М.: Наука, 1974. С. 81—93. — *Георгиева Р.* Род *Lycopersicon* Mill. Биосистематическое и генетическое исследование. София: Изд-во Болг. АН, 1976. 264 с. — *Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 397 с. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с. — *Драгневич П. О.* Цитоэмбриологические аспекты гибридизации *Secale cereale* L. с представителями рода *Elytrigia* Desv. // Теоретические и практические аспекты отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1986. С. 109—114. — *Дубинин Н. П., Панин В. А.* Новые методы селекции растений. М.: Колос, 1967. 360 с. — *Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971. 752 с. — *Жуковский П. М.* Эволюционные аспекты полиплоидии растений // Полиплоидия и селекция. Минск: Наука и техника, 1972. С. 9—18. — *Камераз А. Я.* Межвидовая и внутривидовая гибридизация картофеля // Генетика картофеля. М.: Наука, 1973. С. 104—121. — *Карпеченко Г. Д.* Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus* × *Brassica oleraceae* L. // Избранные труды. М.: Наука, 1971. С. 18—96. — *Кедров-Зихман О. О., Понятовская Л. Н., Макаревич А. П.* Сравнительное изучение самофертильности озимой ржи на диплоидном и тетраплоидном уровнях // Генетика продуктивности сельскохозяйственных культур. Минск: Наука и техника, 1978. С. 24—27. — *Конарев В. Г.* Проблемы генома растений // С.-хоз.

биол. 1985. № 5. С. 20—31. — *Крен М. Б., Лоуренс У. Дж. Ч.* Генетика садовых и овощных растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 232 с. — *Куркиев У. К., Абдулаева А. К., Суриков И. М.* Гибридизация тритикале и секалотритикумов с рожью. Сообщ. I. Завязываемость и всхожесть гибридных зерновок // Генетика. 1988. Т. 24. № 1. С. 80—88. — *Лебедева Н. А.* Экспериментальная полиплоидия в селекции // Картофель и овощи. 1965. № 4. С. 20—24. — *Левитский Г. А.* Цитологические основы эволюции // Природа. 1939. № 5. С. 33—44. — *Линскенс Г. Ф.* Реакция торможения при несовместимости опылений и ее преодоление // Физиол. раст. 1973. Т. 20. № 1. С. 192—203. — *Линскенс Г., Крох М.* Несовместимость у явнобрачных // Физиологические и биохимические аспекты несовместимости у растений. М.: Изд-во ВНИИТЭИСХ, 1970. С. 43—65. — *Малецкий С. И.* Зависимость выхода триплоидных семян у сахарной свеклы от коэффициента селективности. Теория // Генетика. 1976. Т. 12. № 6. С. 37—42. — *Малецкий С. И.* Получение, размножение и гибридизация инбредных линий сахарной свеклы (популяционно-генетические модели) // Успехи современной генетики. М.: Наука, 1983. С. 196—240. — *Малецкий С. И., Жумабеков Е. Ж.* Наследование самонесовместимости у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.). Сообщ. I. Анализ несовместимости в первом поколении самоопыления // Генетика. 1974. Т. 10. № 8. С. 25—33. — *Медведева Г. Б., Семенов О. Г.* Ядерно-плазменные ржано-пшеничные гибриды // Отдаленная гибридизация растений. Зерновые и зернобобовые культуры. М.: Колос, 1970. С. 333—340. — *Мирюта Ю. П.* Полиплоидия как средство закрепления и повышения гетерозиса // Полиплоидия у растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 39—51. — *Молчан И. М.* Способы создания генетической гетерогенности и некоторые вопросы гетерозисной селекции у перекрестноопыляющихся и самоопыляющихся растений. Сообщ. II. Влияние полиплоидии на несовместимость при инбридинге у ржи и гречихи // Генетика. 1973. Т. 9. № 6. С. 11—18. — *Муратова Е. Н., Круклис М. В.* Полиплоидия, анеуплоидия и гаплоидия у голосеменных растений // Цитол. и генет. 1982. Т. 16. № 6. С. 56—66. — *Мюнтцинг А.* Искусственная полиплоидия у злаковых культур // Свалефская станция, 1886—1946 гг. М.: ИЛ, 1955. С. 311—325. — *Мюнтцинг А.* Цитогенетические свойства и практическая ценность тетраплоидной ржи // Полиплоидия. М.: ИЛ, 1956. С. 153—208. — *Оверчук В. И.* Получение самосовместимых форм у полиплоидов *Solanum bulbocastanum* Dun. // Генетика и селекция на Украине. Матер. 2-го съезда генетиков и селекционеров Украины. Киев, 1971. Т. 1. С. 77—78. — *Панин В. А.* Полиплоидная свекла // Успехи современной генетики. М.: Наука, 1967. С. 179—245. — *Панин В. А., Рыбак Д. А.* Изучение самосовместимости у свеклы и перспективы ее использования // Использование насыщающих скрещиваний и самонесовместимости в селекции сельскохозяйственных растений. Киев: Наукова думка, 1975. С. 175—187. — *Панин В. А., Рыбак Д. А.* Использование популяций свеклы по признаку самофертильности // Вестн. с.-хоз. науки. 1982. № 6. С. 53—57. — *Партхасаратхи Н., Раян С.* Исследование плодовитости автотетраплоидов *Brassica campestris* var. *toria* // Полиплоидия. М.: ИЛ, 1956. С. 209—219. — *Пугачева Т. И.* Система воспроизведения как генетический механизм гомеостатичности и адаптивности тритикале // IV Съезд ВОГиС им. Н. И. Вавилова. Тез. докл. Ч. 3. Кишинев: Штиинца, 1982. С. 121—122. — *Пугачева Т. И., Василевская В. А.* Особенности системы воспроизводства и пути улучшения тритикале // Селекция и семеноводство. 1985. № 1. С. 15—16. — *Ригин Б. В.* Некоторые генетические аспекты совместимости пшеницы и ржи // Отдаленная гибридизация растений. Зерновые и зернобобовые культуры. М.: Колос, 1970. С. 327—332. — *Рубцова З. М.* Факторы эволюции. Хромосомные перестройки, полиплоидия // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы). Л.: Наука, 1983. С. 92—116. — *Рудь В. Д., Лутков А. Н.* Некоторые итоги и перспективы использования полиплоидии в селекции *Brassica* и *Raphanus* // Полиплоидия и селекция. Минск: Наука и техника, 1972. С. 298—307. — *Савченко В. К.* Инбридинг в популяциях аутополиплоидов // Генетические основы селекции гетерозисных популяций. Минск: Наука и техника, 1971. С. 71—86. — *Сахаров В. В., Фролова С. Л., Мансурова В. В.* Создание высокоплодовитой гречихи // ДАН СССР. 1944. Т. 44. № 6. С. 280—283. — *Сечняк Л. К., Сулима Ю. Г.* Методы эндогенного активирования генома ржи в полигеномном ядре тритикале // Экологическая генетика растений и животных. Тез. докл. Всесоюз. конф. Ч. 1. Кишинев: Штиинца, 1981. С. 118—120. — *Сечняк Л. К., Сулима Ю. Г., Синкевич А. И.* К вопросу об инцухт-толерантности пшенично-ржаных амфидиплоидов // Науч.-тех. бюл. ВСГИ. 1980. Вып. 36. С. 24—28. — *Симинел В. Д., Кильчевская О. С.* Особенности биологии цветения, опыления и оплодотворения тритикале. Кишинев: Штиинца, 1984. 152 с. — *Стеббинс Дж. Л.* Распространение и природа полиплоидных типов // Полиплоидия. М.: ИЛ, 1956а. С. 25—55. — *Стеббинс Дж. Л.* Географическое распределение полиплоидов и значение полиплоидии // Полиплоидия. М.: ИЛ, 1956б. С. 56—94. — *Суриков И. М.* Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Успехи современной генетики. М.: Наука, 1972а. № 4. С. 119—169. — *Суриков И. М.* Теория самонесовместимости в связи с генетикой самофертильности ржи: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1972б. 53 с. — *Суриков И. М., Киссель И. И.* Скрещиваемость мягкой пшеницы с диплоидной и тетраплоидной рожью // Цитол. и генет. 1985. Т. 19. № 1. С. 40—43. — *Уильямс У.* Генетические основы и селекция растений. М.: Колос, 1968. 448 с. — *Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П.* Автофертильность у диплоидной и тетраплоидной ржи // Цитол. и генет. 1971. Т. 5. № 1. С. 3—9. — *Франке Р.* Апомиксис и полиплоидия // С.-хоз. биол. 1988. № 4. С. 99—109. — *Хохлов С. С.* Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970. С. 7—21. — *Челак В. Р.* Происхождение голозерных видов пшеницы // Филогения высших растений. М.: Наука, 1982. С. 153—155. — *Шевцов И. А.* Особенности явления самонесовместимости у автополиплоидных растений // Использование насыщающих скрещиваний и самонесовместимости в селекции сельскохозяйственных растений. Киев: Наукова думка,. 1975. С. 160—166. — *Шевцов И. А.* Использование инбридинга у растений. Киев: Наукова думка, 1983. 272 с. — *Шнайдер Т. М., Пеуша Х. О.* Отдаленная гибридизация мягкой пшеницы с родственными видами // Генетические исследования в ЭССР. Таллин, 1987. С. 42—53. — *Шулындин А. Ф., Максимова В. И.* Влияние инбридинга на некоторые признаки у различных видов тритикале // Генетика. 1973. Т. 9. № 11. С. 5—14. — *Abdalla M. M. F.* Inbreeding, heterosis, fertility, plasmon differentiation and Phytophtora resistance in *Solanum verrucosum* Schlechtd. and some interspecific crosses in *Solanum* // Agric. Res. Rep. 1970. N 748. P. 1—213. — *Atwood S. S.* The behavior of oppositional alleles in polyploids of *Trifolium repens* // Proc. Nat. Acad. Sci. 1944. Vol. 30. P. 69—79. — *Brewbaker J. L.* Oppositional allelism in diploid and autotetraploid *Trifolium hybridum* L. // Genetics. 1953. Vol. 38. N 4. P. 444—455. — *Brewbaker J. L.* Incompatibility in autotetraploid *Trifolium repens* L. I. Competition and self-compatibility // Genetics. 1954. Vol. 39. N 3. P. 307. — *Brewbaker J. L.* Pollen cytology and incompatibility systems in plants // J. Heredity. 1957. Vol. 48. N 6. P. 271—277. — *Brewbaker J. L., Natarajon A. T.* Centric fragments and pollen-part mutation of incompatibility alleles in *Petunia* // Genetics. 1960. Vol. 45. N 6. P. 699—704. — *Cole P., Melton B.* Self and crosscompatibility relationships among genotypes and between ploidy of the rose // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1986. Vol. 111. N 1. P. 122—125. — *Crane M. B., Lewis D.* Genetical studies in pears. III. Incompatibility and sterility // J. Genetics. 1942. Vol. 43. N 1. P. 31—43. — *Grant V.* The influence of breeding habit on the outcome of natural hybridization in plants // Amer. Nat. 1956. Vol. 90. P. 319—322. — *Green J. M.* Compatibility rates of pollen tube establishment in diploid and tetraploid maize // J. Heredity. 1946. Vol. 37. N 3. P. 117. — *Grun P., Radlow A.* Evolution of barrers to crossing of self-incompatible with self-compatible species of *Solanum* // Heredity. 1961. Vol. 16. N 2. P. 137—143. — *Hakansson A., Ellerström S.* Seed development after reciprocal crosses between diploid and tetraploid rye // Hereditas. 1950. Vol. 36. P. 256—296. — *Levin D. A.* The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants // Taxon. 1971. N 20(1). P. 91—113. — *Lewis D.* Physiology of incompatibility in plants. III. Autopolyploids // J. Genetics. 1943. Vol. 45. N 2. P. 171—185. — *Lewis D.* Competition and dominance of compatibility alleles in diploid pollen // Heredity. 1947. Vol. 1. N 1. P. 85—108. — *Lewis D.* Comparative incompatibility in angiosperms and fungi // Adv. Genet. 1954. Vol. 6. P. 235—285. — *Lewis D., Crowe L. C.* Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants // Heredity. 1958. Vol. 12. N 2. P. 233—258. — *Lundqvist A.* On self-sterility and inbreeding effect in tetraploid rye // Hereditas. 1947. Vol. 43. P. 570—571. — *Lundqvist A.* Self-incompatibility in rye. II. Genetic control in the tetraploid // Hereditas. 1957. Vol. 43. P. 467—511. — *Lundqvist A.* The genetics of incompatibility // Proc. 9 Int. Congr. genet. 1965. Vol. 3. P. 637—647. — *Lundqvist A.* Complex self-incompatibility systems in angiosperms // Proc. Roy. Soc. London, 1975. N 188. P. 235—245. — *Magoon M. L., Cooper D. C., Hougas R. W.* Induced polyploids of *Solanum* and their crossability with *S. tuberosum* // Bot. Gazet. 1958. N 119. P. 224—231. — *Pandey K. K.* Incompatibility in autotetraploid *Trifolium pratense* // Genetics. 1956. Vol. 41. P. 353—366. — *Pandey K. K.* Genetics of self-incompatibility in *Physalis ixocarpa*. A new system // Amer. J. Bot. 1957. Vol. 44. P. 879—887. — *Pandey K. K.* Self-incompatibility system in two Mexican species of *Solanum* // Nature. 1960. Vol. 185. P. 483—484. — *Pandey K. K.* Genetics of incompatibility behaviour in the Mexican *Solanum* species *S. pinnatisectum* // Zeit. Vererbungslehre. 1962. Bd 93. S. 378—388. — *Pandey K. K.* Compatibility relationships in flowering plants: role of the S-gene complex // Amer. Nat. 1968. Vol. 102. N 927. P. 475—489. — *Pandey K. K.* Phases in the S-gene expression and S-allele interaction in the control of interspecific compatibility // Heredity. 1973. Vol. 31. N 3. P. 381—400. — *Pandey K. K.*

Evolution of unilateral incompatibility in flowering plants: further evidence in favour of twin specificites controlling intra and interspecific incompatibility // New phytol. 1981. Vol. 89. N 4. P. 705—728. — *Raghuvanshi S. S., Pathak C. S.* Breakdown of self-incompatibility in *Arrhostoxylum elegans* // Heredity. 1980. Vol. 71. N 2. P. 143—145. — *Stebbins G. L.* Variation and evolution in plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1950. 643 p. — *Stebbins G. L.* Self-fertilization and population variability in the higher plants // Amer. Nat. 1957. Vol. 91. N 861. P. 337—354. — *Stout A. B.* Reproduction in *Petunia* // Tor. Bot. Club Mem. 1952. Vol. 20. N 3. P. 1—202. — *Stout A. B., Chandler C.* Change from self-incompatibility to self-compatibility accompanying change from diploid to tetraploid // Science. 1941. Vol. 94. P. 118.

Армянский научно-исследовательский институт земледелия
Эчмиадзин

Получено 2 IV 1990

SUMMARY

The idea is substantiated that polyploidy, especially allopolyploidy, breaks self-incompatibility not only in the species with monolocus gametophyte system of incompatibility, but also in the species with other systems of incompatibility. At the same time it is shown that the influence of polyploidy including amphyploidy, which is even more effective, on self-incompatibility is mach weaker than gene mutations.

УДК 581.47 : 582.635.5
© 1992

Т. И. Кравцова

СТРОЕНИЕ ПЛОДА В ТРИБЕ *PARIETARIEAE* (*URTICACEAE*) В СВЯЗИ С ЕЕ СИСТЕМАТИКОЙ

T. I. KRAVTSOVA. FRUIT STRUCTURE IN THE TRIBE *PARIETARIEAE* (*URTICACEAE*) IN RELATION TO ITS SYSTEMATICS

Изучено морфолого-анатомическое строение плодов у представителей трибы *Parietarieae* из родов *Gesnouinia, Soleirolia, Hemistylus, Rousselia*. Результаты исследования сопоставлены с полученными ранее (Кравцова, 1990; 1991а, б) данными по карпологии рода *Parietaria*. Выявлены большая консервативность структуры перикарпия и семенной кожуры и значительная вариабельность структуры вторичного покрова плода. Очень пластичная морфолого-анатомическая структура вторичных покровов, вероятно, отражает адаптивные изменения плода, происходящие при смене жизненной формы и связанные с особенностями диссеминации и прорастания.

Показано, что триба *Parietarieae* неоднородна. По особенностям карпологических структур в ней можно выделить 2 группы родов: 1) *Parietaria, Gesnouinia, Soleirolia*; 2) *Hemistylus, Rousselia*. Роды Нового Света *Hemistylus* и *Rousselia* отличаются от остальных наличием соплодий, срастанием структур, образующих вторичный покров плода, и неотделяемостью их от перикарпия, 4—6-слойным перикарпием с лигнифицированным эндокарпием, иным строением семенной кожуры — наличием отверстий в ее поверхности и клеток с утолщенными лигнифицированными радиальными стенками, отсутствием хлоропластов. Полученные данные свидетельствуют о возможности переноса обоих родов в трибу *Boehmerieae*.

У *Hemistylus boehmerioides* обнаружена гетеродиаспория (гетерокарпия s. l.) в особой форме — диаспоры разной морфологической природы: плоды антокарпии и соплодия. Плоды из разных диаспор характеризуются различной структурой перикарпия и вторичных покровов. Различия в строении семенной кожуры и по признаку гетерокарпии указывают на возможную принадлежность видов *H. boehmerioides* и *H. macrostachya* к разным надвидовым таксонам в пределах рода.

Обосновывается вывод о том, что род *Parietaria* является довольно архаичным.

Триба *Parietarieae* Wedd. — одна из небольших триб сем. *Urticaceae* Juss. Согласно H. A. Weddell (1856—1857, 1869), она включает в себя 5 родов: *Parietaria* L. (около 30 видов), олиготипные роды *Gesnouinia* Gaudich., *Hemistylus* Benth., *Rousselia* Gaudich. и монотипный род *Soleirolia* Gaudich. Характерными признаками, отличающими эту трибу в семействе крапивных, являются наличие очередных цельнокрайных листьев и соцветий, снабженных оберткой. У представителей рассматриваемых родов (за исключением большинства видов рода *Parietaria*) все соцветие или только парциальное, несущее пестичные цветки, является малоцветковым (1—3 цветка), компактным, окружено общей оберткой. При созревании плодов из обертки формируются структуры, способствующие диссеминации.

Роды трибы распространены на территории «Древнего Средиземья в самом широком его понимании, т. е. включая и Американское Средиземье» (Грудзинская, 1990 : 775). Однако только типовой род является более или менее многочисленным и широко распространенным в тропических, субтропических и умеренных областях Старого и Нового Света. Немногочисленные представители других родов имеют очень ограниченный ареал в тропических районах Старого Света (род *Gesnouinia* — на Канарских о-вах, род *Soleirolia* — на о-ве Корсика) или Нового Света (роды *Hemistylus, Rousselia* — в Вест-Индии, Центральная

Америка), являясь эндемиками островов Атлантического океана и Карибского бассейна.

Триба объединяет растения с удивительно разнообразными жизненными формами: однолетние травянистые растения (среди них однолетники с укороченным периодом вегетации), многолетние травы, полукустарники, кустарники и даже небольшие деревья. Близкие роды могут быть представлены очень разными жизненными формами, например *Rousselia* и *Hemistylus*. По этой причине не исключалась даже «возможность помещения этих родов в разные трибы (перенос рода *Hemistylus* в трибу *Boehmerieae*)» (Грудзинская, 1986 : 942).

Систематика трибы разработана недостаточно (Ярмоленко, 1941; Грудзинская, 1986), большинство родов после работ Weddell не изучалось. Внимание ботаников в этой группе было обращено главным образом на особенности строения цветков, соцветий и соплодий (Ярмоленко, 1941; Грудзинская, 1986, 1990). Плоды исследованы слабо. В доступной нам ботанической литературе, за исключением небольшой работы по роду *Parietaria* (Василевская, Оганесян, 1977), нет сведений об анатомическом строении плодов и семян в этих родах. К настоящему времени нами подробно изучена карпология только рода *Parietaria* (Кравцова, 1990, 1991а, б).

Цель данной работы — провести сравнительное морфолого-анатомическое исследование плодов у представителей всех родов трибы *Parietarieae*, выяснить значение карпологических признаков для систематики этой группы.

Материал и методика

Изучены плоды 5 видов из 4 родов трибы: *Gesnouinia arborea* Gaudich., *Soleirolia soleirolii* (Regel) Dandy, *Hemistylus boehmerioides* Benth., *H. macrostachya* Wedd., *Rousselia humilis* (Sw.) Urb. Результаты исследования сопоставлены с полученными ранее (Кравцова, 1990, 1991а, б) данными по карпологии 15 видов рода *Parietaria*.

Плоды *Gesnouinia arborea* и *Soleirolia soleirolii* собраны нами в оранжереях БИН и ГБС РАН. Материал по родам *Hemistylus* и *Rousselia* любезно предоставлен И. А. Грудзинской. Изучен также материал по роду *Hemistylus*, полученный из гербариев Миссурийского ботанического сада, Кью, Музея естественной истории в Париже. Исследованы следующие образцы.

Hemistylus boehmerioides: Guayaquil, Hartweg, 1843, Herb. Hookerianum N 696 (LE, K); Ecuador, Nordöstl. Huigra, 17 XI 1933, N 445, Schimpff (MO); Ecuador, Los Rios, sur. Montalvo, N 2796, 30 III—2 IV 1973, L. Holm-Nielsen et al. (MO); Ecuador, Purchased, 1897, N 15645, H. Eggers (K); ***H. macrostachya***: Venezuela, Bolivar, 19 X 1985, N 7455, Henk van der Werff, R. Wingfield (MO); Colombia, Herb. Americae Aequinostialis, Ed. F. Andre, N 1845 (K); ***Rousselia humilis***: Cuba, Limones, Solidad, Cienfuegos, 21 VII 1927, J. G. Jack (LE); Cuba, Oriente Monte Verde, 26 I 1982, I. Grudzinskaya (LE).

Материал и методика карпологического исследования рода *Parietaria* были подробно изложены в предыдущих публикациях (Кравцова, 1990, 1991а, б). В настоящей работе использована та же методика. Исследование поверхности плода и семени осуществлялось с помощью СЭМ (JSM-35).

Результаты исследования

Карпологическое исследование представителей рода *Parietaria* (Кравцова, 1990; 1991а, б) показало, что для этого рода характерны в основном плоды с сохраняющимся и разрастающимся околоцветником (антокарпии); у некоторых видов в связи с редукцией и олигомеризацией соцветия появляется новый тип плода, относящийся к категории обвернутых плодов (Gaertner, 1788; Каден, 1947), его вторичный покров сформирован при участии элементов соцветия.

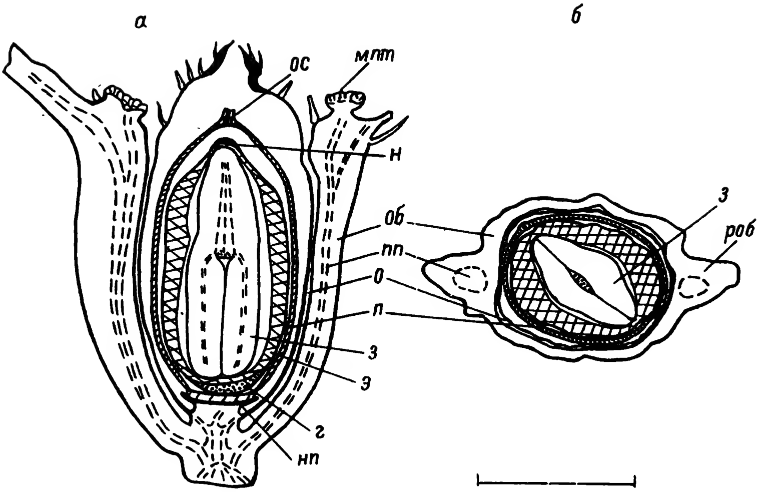


Рис. 1. Строение плода у *Gesnouinia arborea* на продольном (*а*) и поперечном (*б*) срезах.

г — гипостаза, *з* — зародыш, *мпт* — место прикрепления тычиночных цветков, *н* — остаток нуцеллярной ткани, *нп* — ножка плода, *о* — околоцветник, *об* — обвертка, *ос* — остаток столбика, *п* — перикарпий, *пп* — проводящий пучок, *роб* — ребра обвертки, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм. Масштабная линейка — 0.5 мм.

Обнаруженное у представителей рода *Parietaria* многообразие типов плода связано с морфолого-анатомическим разнообразием его вторичных покровов. Перикарпий и семенная кожура имеют, наоборот, однотипное строение. У других изученных родов плоды обвернутые. Их вторичные покровы образованы как околоцветником, так и элементами соцветия.

Gesnouinia arborea. Плод развивается из 3-цветкового парциального соцветия, 2 боковых тычиночных цветка после цветения опадают. Орешковидный плод заключен в пленчатый околоцветник и в темно-коричневую кожистую уплощенно-колокольчатую обвертку 1.2—1.7 мм дл. и 3.0—3.5 мм шир. (рис. 1). Обвертка образована как сросшимися брактеями, так и осями 2-го порядка дихазиального соцветия. По краям, в месте прохождения проводящих пучков осей, обвертка ребристая, в основании усеченная, в верхней части с 6 долями (окончаниями брактей) разной ширины: 2 боковые линейные, другие 4 изогнуто-ланцетные; 7-я узкая брактея относится к пестичному цветку и отходит от основания обвертки. На верхушке обвернутого плода выступают сомкнутые зубцы находящегося внутри пленчатого околоцветника пестичного цветка, сбоку от них заметны места прикрепления 2 тычиночных цветков. При созревании плода доли обвертки загибаются и затвердевают, превращаясь в прицепки. При этом они густо опушены твердыми крючковидно загнутыми волосками. По-видимому, одним из способов распространения этих плодов является эпизоохория.

Орешковидный плод 0.8—1.0 мм дл., 0.4—0.5 мм шир., билатеральный, эллиптический или обратнояйцевидный, слегка уплощенный, с заостренной верхушкой, в основании усеченный с крошечной ножкой, коричневый, гладкий, блестящий, с очень тонким легко растрескивающимся перикарпием. Семя эллиптическое, желтовато-коричневое, более темное в основании и на верхушке, 0.7—0.8 × 0.4—0.5 мм, со слегка морщинистой поверхностью.

По строению всех структур плод сходен с плодами представителей рода *Parietaria.* Он образован одним плодолистиком с одним проводящим пучком. На верхушке плода семя не вплотную примыкает к перикарпию, плод также отдален от концов долей околоцветника. Таким образом, в верхней части плода образуется система воздушных полостей, возможно, увеличивающая его плавучесть. Семя содержит довольно обильный эндосперм; у зародыша можно различить равные по длине гипокотиль-корневую ось и мясистые семядоли, а также почечку с 2 листовыми бугорками; запасными веществами эндосперма и зародыша являются белки и масла. Кроме пленчатой семенной кожуры, семя покрыто пленкой, представляющей собой остаток нуцеллуса; в основании семени заметна гипостаза из уплощенных окрашенных флобафенами клеток; в микропилярной области семени также различим остаток нуцеллярной ткани, окрашенной пигментом. В ножке плода имеются кристаллоносные клетки, содержащие мелкие друзы оксалата кальция.

Основным покровом плода является плотная кожистая обвертка 28—64 мкм толщ., образованная 7—8 слоями содержащих флобафены уплощенных клеток с утолщенными оболочками (рис. 2, *1*). Эпидермальные слои образованы более тонкостенными, чем средние слои, клетками и не содержат пигмента (верхняя эпидерма) или содержат небольшое его количество только в клеточных стенках (нижняя эпидерма); 1—2 верхних субэпидермальных слоя обвертки наиболее богаты флобафенами, в нижележащих слоях их количество постепенно уменьшается. В верхней эпидерме обнаружены одноклеточные волоски и кристаллоносные клетки с кристаллами оксалата кальция в виде «луковичек».

Покров из околоцветника (рис. 2, *2*) пленчатый, 4—6 мкм толщ. (до 18 мкм в области жилки), со слаборазличимой клеточной структурой, образован в основном клетками внутренней эпидермы, уплощенными и окрашенными флобафенами, и остатками средних слоев; слой наружной эпидермы тонкий, без пигмента, едва различим.

Перикарпий (рис. 2, *3*) сходен с перикарпием у *Parietaria cretica* L., однако тоньше (8—10 мкм). Он состоит из 3 слоев — экзокарпия, гиподермального слоя и остатков облитерированных нижележащих слоев — и имеет почти одинаковое строение на поперечном и продольном срезах плода. Клетки экзокарпия со щелевидной полостью, содержащей флобафены, их оболочки нелигнифицированы и, вероятно, как и у *Parietaria* (Василевская, Оганесян, 1977), состоят из пектиновых веществ и гемицеллюлоз. Гиподермальный слой образован уплощенными и окрашенными флобафенами клетками. Границы между клетками в обоих слоях перикарпия неразличимы.

Семенная кожура пленчатая, состоит из 2 тонких уплощенных слоев клеток — экзотесты и окрашенного флобафенами эндотегмена (рис. 2, *4*). Она отделена от пленчатого остатка нуцеллярной ткани кутикулой; более тонкая кутикула находится между эндоспермом и нуцеллусом. Клетки экзотесты сильно уплощены, вытянуты вдоль семени, с изогнутыми радиальными стенками, хлоропласты расположены по всей полости клеток (см. таблицу-вклейку, *1*). По форме клеток экзотесты семенная кожура *G. arborea* отличается от семенной кожуры представителей рода *Parietaria*, для большинства видов которого характерны более узкие клетки экзотесты с хлоропластами, расположенными вдоль радиальных стенок, а для *P. alsinifolia* Delile — более широкие клетки с хлоропластами, расположенными также по всей ширине клеток.

Soleirolia soleirolii. Плод развивается из 1-цветкового женского соцветия. Обвертка соцветия и плода, судя по числу проводящих пучков, является, вероятно, результатом срастания 7—8 брактей, хотя видны зубцы только 3. Орешковидный плод заключен в пленчатый околоцветник и разросшуюся темно-коричневую сильноребристую обвертку около 2 мм дл. и 1.5 мм шир. (рис. 3); ребра в числе 3—6, сильно утолщенные, полукруглые, развиваются вдоль жилок обвертки, несут по краю жесткие оттопыренные крючковидно загнутые волоски.

Орешковидный плод 0.7—1.2 мм дл., 0.5—0.8 мм шир., яйцевидный, билатеральный, немного сжатый с боков, с более выпуклой брюшной стороной, с островатой верхушкой и точечным остатком столбика, сдвинутым на брюшную сторону плода, в основании усеченный, с маленькой ножкой, светло-коричневый, блестящий; поверхность плода почти гладкая, с едва заметно выступающими извилистыми радиальными стенками клеток экзокарпия.

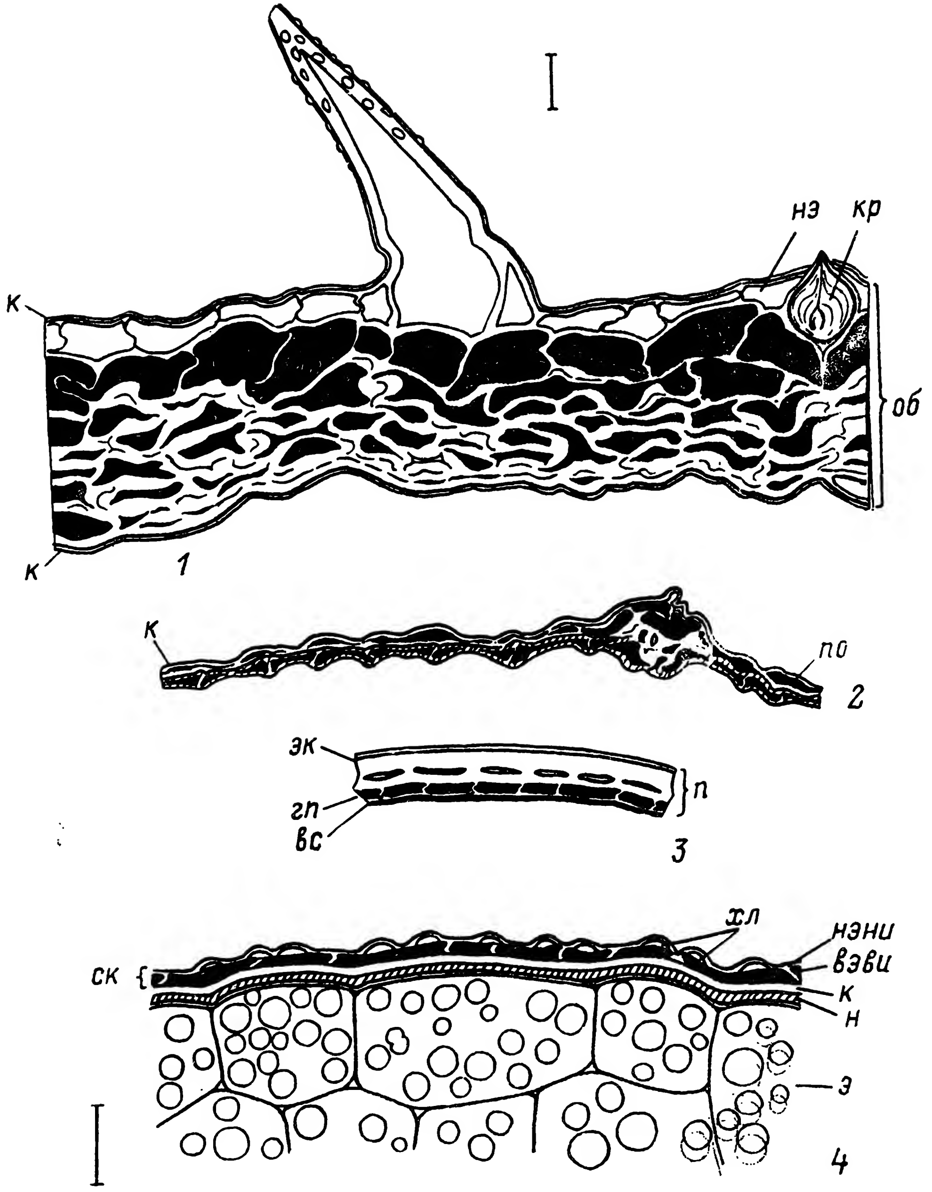


Рис. 2. Строение покровов плода и семени у *Gesnouinia arborea* на поперечном срезе.

1 — обвертка (*об*); *2* — покров, образованный околоцветником (*по*), внутренняя эпидерма заштрихована; *3* — перикарпий; *4* — семенная кожура; *вс* — облитерированные внутренние слои перикарпия, *вэви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента (эндотегмен), *гп* — гиподерма, *к* — кутикула, *кр* — кристалл, *нэ* — наружная эпидерма обвертки, *нэни* — наружная эпидерма наружного интегумента (экзотеста), *хл* — хлоропласты, *эк* — экзокарпий; остальные обозначения те же, что и на рис. 1; черным цветом показаны флобафены. Масштабная линейка — 0.01 мм.

Семя 0.7 × 0.5 мм, широкояйцевидное, слегка уплощенное, с крючковидной верхушкой и крошечной ножкой рубчика, слабоморщинистое, покрыто пленчатой зеленой семенной кожурой.

Анатомическое строение плода сходно с тем, что мы наблюдали у предыдущего вида. В его верхней части и в основании формируются воздушные полости (рис. 3). В ножке плода имеются кристаллоносные клетки.

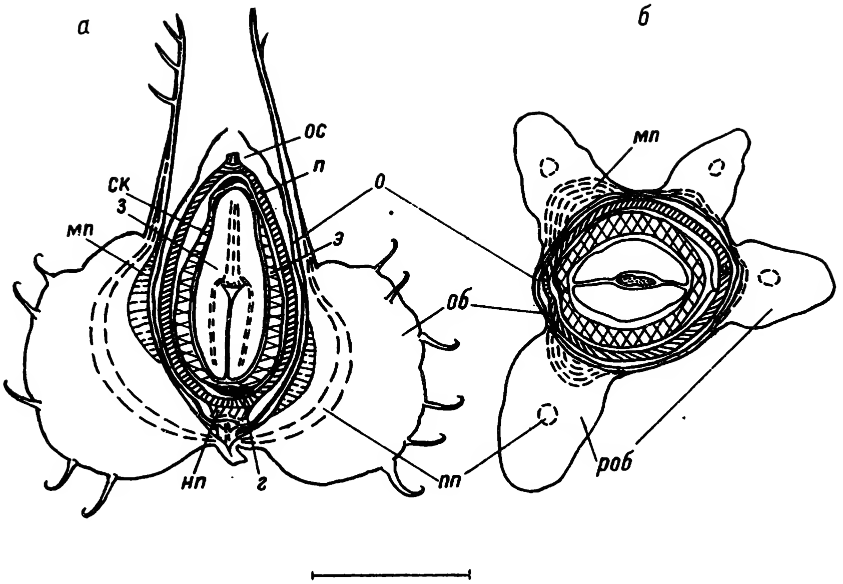


Рис. 3. Строение плода у *Soleirolia soleirolii* на продольном (*а*) и поперечном (*б*) срезах.

мп — мелкоклетная паренхима; остальные обозначения те же, что и на рис.1, 2. Масштабная линейка — 0.5 мм.

Покров плода, образованный оберткой (рис. 4, *1*), в разросшихся ребрах состоит из одревесневшей паренхимы, ее крупные клетки имеют утолщенные пористые оболочки; 2 наружных слоя обертки — эпидермальный и субэпидермальный, образованные тонкостенными клетками, смяты. Под ребрами обертки находится мелкоклетная паренхимная ткань (рис. 4, *1, мп*) из тесно расположенных клеток неправильной формы, по-видимому, содержащих масла и белки. В верхней части плода она имеется только в ребрах, в нижней его части эта ткань окружает плод, заключенный в околоцветник, почти сплошным кольцом. Между ребрами обертка тонкая, пленчатая, не сохраняет клеточную структуру, образована внутренней эпидермой, уплощенные клетки которой окрашены флобафенами, а также пленчатыми остатками вышележащих слоев.

Покров плода, сформированный околоцветником (рис. 4, *2*), пленчатый, 4—5 мкм толщ., со структурой, напоминающей структуру этого покрова у предыдущего вида.

Перикарпий (рис. 4, *3*) 25—30 мкм толщ., клетки экзокарпия на поперечном срезе с более или менее округлой полостью, на продольном — с удлиненной узкой полостью неправильной формы. Особенностью семенной кожуры является обилие в клетках хлоропластов (рис. 4, *4*; см. таблицу, *2*). Они тесно расположены, местами уплощаются и сливаются; очертания клеток экзотесты на поверхности семени не видны.

Род *Hemistylus*. Описания соплодий и плодов у представителей этого рода приводятся в работах Weddell (1856—1857, 1869) и И. А. Грудзинской (1986, 1990).[1] У *H. boehmerioides* нами обнаружено большее, чем указывалось ранее, разнообразие карпологических структур, выявлена гетерокарпия, что, по-видимому, отличает этот вид от других видов рода.

---

[1] Традиционно считается, что покров плода у представителей родов *Hemistylus* и *Rousselia* формируется из трубки околоцветника. Однако по мере созревания плода этот покров расслаивается и, возможно, имеет другое происхождение — образован слившимися околоцветником и брактеолями. По-видимому, только изучение развития плода может способствовать выяснению этого вопроса.

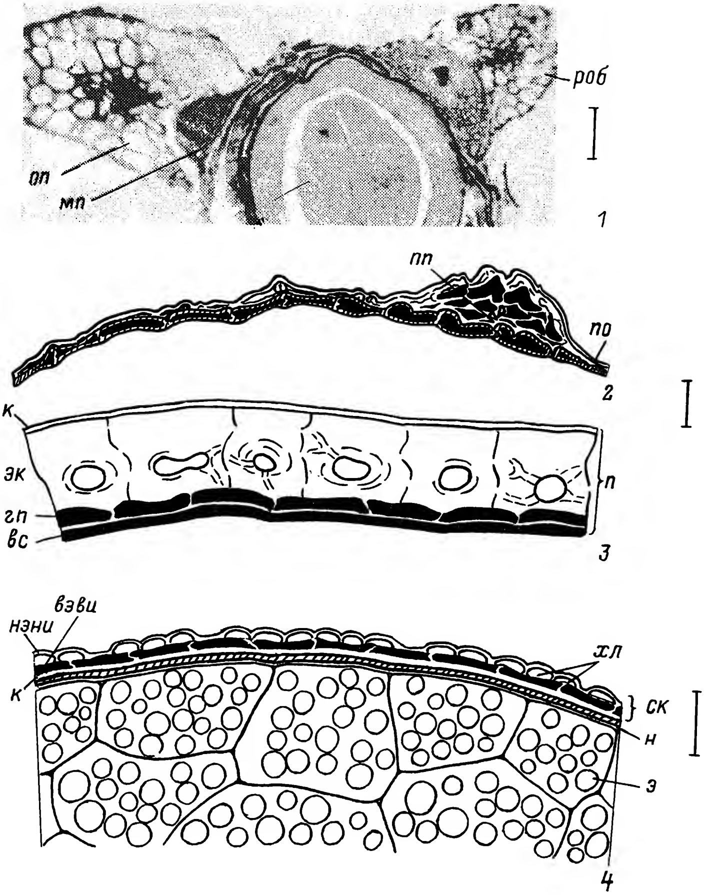


Рис. 4. Строение покровов плода и семени у *Soleirolia soleirolii* на поперечном срезе.

1 — фрагмент поперечного среза плода в обвертке; *2* — покров, образованный околоцветником; *3* — перикарпий; *4* — семенная кожура; *оп* — одревесневшая паренхима; остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабная линейка: *1* — 0.1; *2—4* — 0.01 мм.

H. boehmerioides. Плоды 2 типов представляют собой диаспоры разной морфологической природы (рис. 5, 6).

1. Плоды антокарпии с покровом, образованным околоцветником (рис. 5, *1—3*). Они развиваются из описанных у этого вида Weddell одиночных пестичных цветков, перемешанных с тычиночными в нижних клубочках колосовидного мужского соцветия. Кроме того, антокарпии могут находиться рядом с соплодием, заключенным в обвертку, или в пазухе колоса вместо соплодия. Антокарпии (рис. 5, *1, a'*) луковицеобразные, ребристые, коричневые или зеленоватые, 2.0—2.5 мм дл., 1.5—2.0 мм шир., уплощенные, более выпуклые с одной боковой стороны, опушенные; ребра в числе 7—8; 2 (с дорзальной и вентральной сторон плода) сильнее развиты.

Обнаруженные наряду с вышеописанными более мелкие антокарпии с тонким кожистым коричневым слаборебристым покровом (рис. 5, *1, a''*) оказались неразвитыми и не содержащими семян.

2. Плоды с сохраняющимся околоцветником, заключенные по 2 в общую обвертку (рис. 6, *1*). Их покров, образованный околоцветником, прирастает с внутренней стороны соплодия к его центральной части (вероятно, брактее), с наружной стороны он срастается с трубкой обвертки.

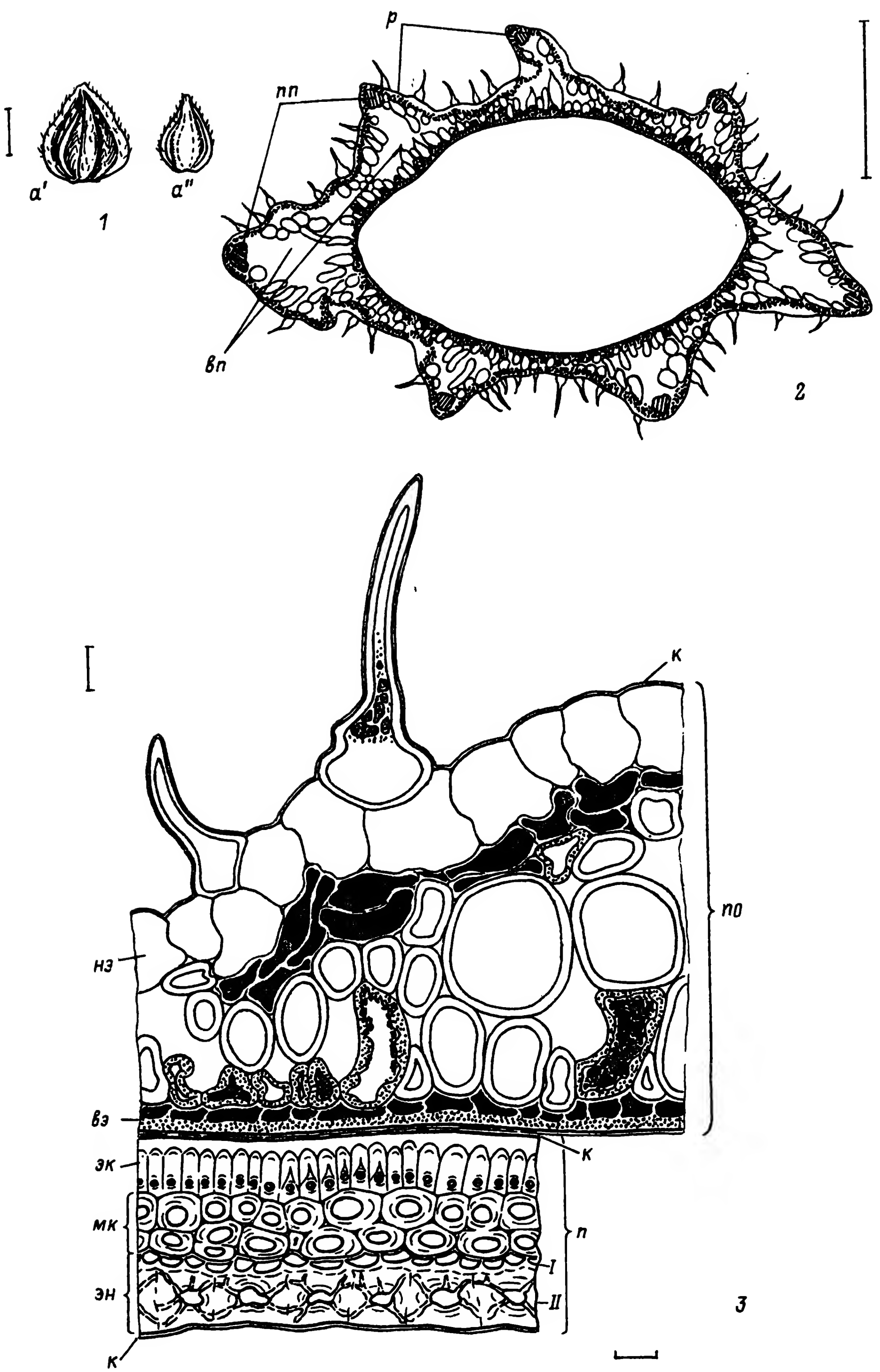


Рис. 5. Строение плода 1-го морфотипа у *Hemistylus boehmerioides*.

1 — внешний вид плодов антокарпиев, полноценный (*а'*) и неполноценный (*а"*) плоды; *2* — поперечный срез покрова плода, образованного околоцветником; *3* — перикарпий (*п*) и вторичный покров плода (*по*) на поперечном срезе; *вп* — воздухоносная полость, *вэ* — внутренняя эпидерма покрова, *нэ* — наружная эпидерма покрова, *мк* — мезокарпий, *эн* — эндокарпий (*I*, *II* — 2 слоя эндокарпия), *р* — ребра околоцветника; остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4. Масштабная линейка: *1* — 1; *2* — 0.5; *3* — 0.01 мм.

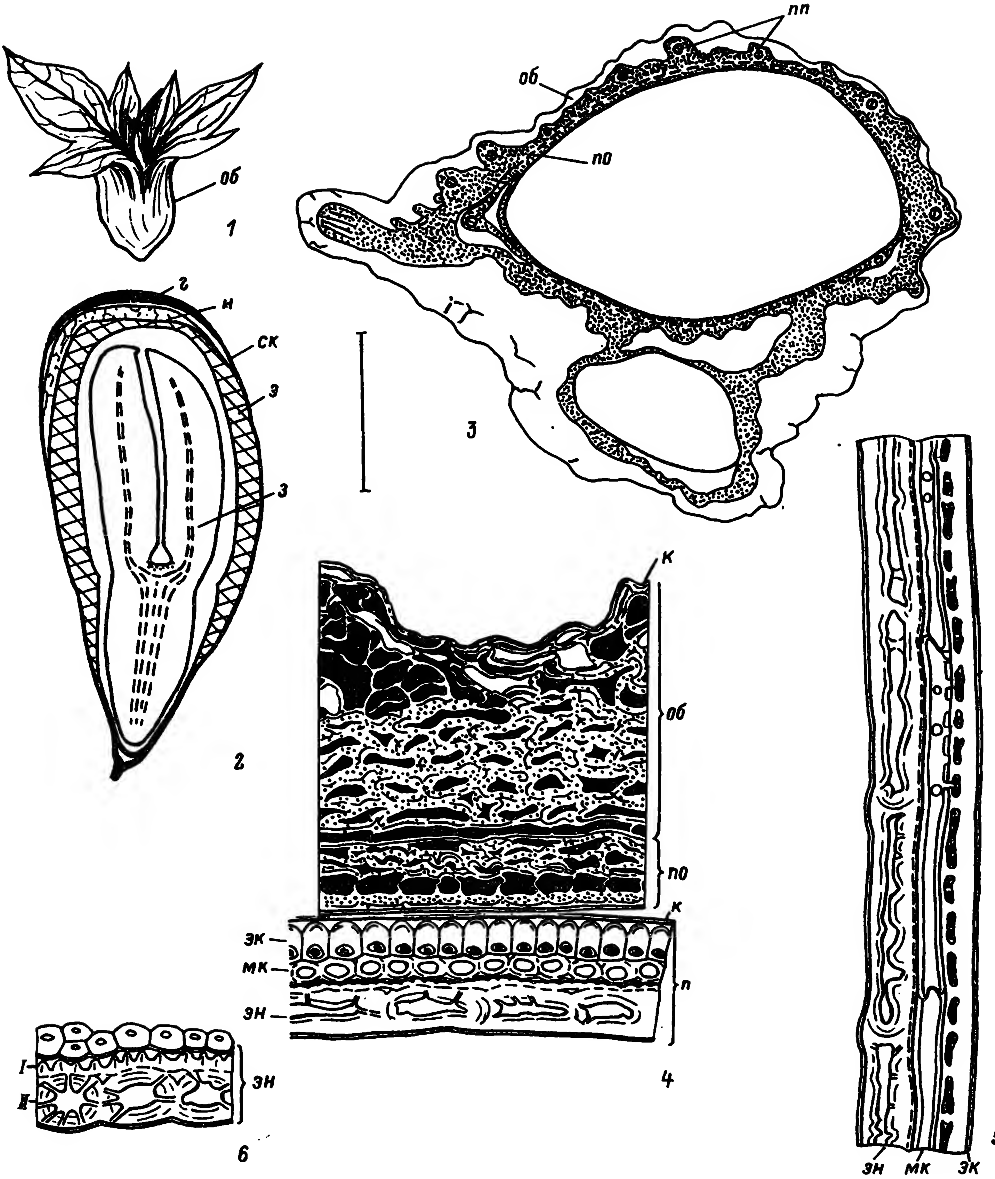


Рис. 6. Строение плода 2-го морфотипа и семени у *Hemistylus boehmerioides*.

1 — внешний вид соплодия; *2* — семя на продольном медианном срезе; *3* — поперечный срез обвертки соплодия в ее средней части (один плод не развит); *4* — перикарпий и вторичные покровы плода на поперечном срезе; *5* — перикарпий на продольном срезе; *6* — деталь строения перикарпия; обозначения те же, что и на рис. 1—5. Масштабная линейка: *1* — 1; *2*, *3* — 0.5; *4*—*6* — 0.01 мм.

Обвертка 3.0—7.0 мм дл., 3.5—5.0 мм шир., нижняя ее часть трубчатая, верхняя с 2 тройчато-раздельными пластинками; доли являются, по-видимому, окончаниями сросшихся брактей. Между плодами, на окончании оси соцветия, имеется образование, напоминающее брактею (возможно, рудимент цветка). Строение соплодия значительно варьирует в пределах растения: его трубчатая часть может быть довольно длинной и узкой или более короткой и широкой.

Орешковидный плод обоих типов не отделяется от вторичных покровов, 2.0—2.5 × 1.3—1.5 мм (во 2-м морфотипе), яйцевидный и широкояйцевидный, с оттянутой верхушкой, слегка уплощенный (больше со стороны оси соцветия), гладкий, желтоватый, с одним дорзальным проводящим пучком.

Семя (рис. 6, *2*) такой же формы, что и плод, 1.4—1.5 × 0.7—1.1 мм, достигает большей ширины в 1-м морфотипе плода, довольно плотно прилегает к перикарпию, покрыто пленчатой светло-коричневой семенной кожурой. Эндосперма в семени сравнительно мало, зародыш крупный, слегка согнутый и асимметричный, как и все семя. Мясистые, в очертании квадратно-округлые семядоли превосходят по длине гипокотиль-корневую ось, которая на конце резко сужается; почечка с 2 листовыми зачатками.

Плоды разных морфотипов имеют различную структуру покровов. У плодов 1-го морфотипа вторичный покров, образованный околоцветником, твердый и вместе с тем рыхлый (рис. *5*, *2*, *3*), с большим количеством межклетников, образующих в ребрах воздухоносные полости. Наружная эпидерма состоит их тонкостенных клеток, несет многочисленные одноклеточные волоски, содержащие в полости небольшое количество пигмента. Слой внутренней эпидермы окрашен флобафенами, содержащимися как в оболочках, так и в полости клеток; наружная тангенциальная стенка этих клеток утолщена, покрыта кутикулой. 3—5 средних слоев покрова (кроме содержащей флобафены наружной гиподермы) образованы крупными паренхимными клетками, на поперечном срезе округлыми, овальными, столбчатыми, иногда с изогнутыми стенками и с заострением в виде носика; их оболочки утолщены, нелигнифицированы или слабо лигнифицированы. Наиболее крупные, вытянутые, рыхло расположенные клетки с толстыми пористыми оболочками (поры редкие щелевидные) имеются в ребрах, по периферии которых проходят проводящие пучки. Выделяется слой внутренней гиподермы из толстостенных сомкнутых клеток, плотно прилегающих к эпидерме, часть из них с неравномерно утолщенными окрашенными флобафенами оболочками и с пигментом в полости.

Перикарпий плода 1-го морфотипа (рис. *5*, *3*, *п*) 45—53 мкм толщ. По длине плода его толщина не меняется, однако различны число и толщина отдельных слоев. В середине плода, как и на большей его части, перикарпий состоит из 5—6 слоев клеток, в нем можно различить экзо-, мезо- и эндокарпий. Экзокарпий образован узкими, радиально вытянутыми клетками с утолщенными нелигнифицированными оболочками, вероятно, состоящими из пектиновых веществ и гемицеллюлоз. В крошечной полости этих клеток содержатся флобафены, почти отсутствующие в оболочке. 2—3 слоя мезокарпия (вблизи проводящего пучка — 3 слоя) состоят из нелигнифицированных волокон, их утолщенные оболочки окрашены флобафенами. Эндокарпий лигнифицирован, образован внутренней эпидермой из крупных вытянутых вдоль плода клеток с толстыми пористыми оболочками и полостью неправильной формы и примыкающего к нему слоя, у клеток которого утолщены только внутренняя тангенциальная и радиальные стенки, последние приобретают вид бугорков.

В верхней части плода перикарпий состоит из 4 слоев клеток, волокон только 1 слой. Однако эндокарпий толще, его толщина постепенно уменьшается к основанию плода.

Плод 2-го морфотипа с мощным плотным кожистым вторичным покровом (рис. 6, *3*, *4*), образованным сросшимися в нижней половине плода обверткой и околоцветником. Покров 85—170 мкм толщ., более рыхлый и широкий в верхней части плода, многослойный, состоит из 11—13 слоев клеток; верхние слои с неутолщенными клеточными оболочками, содержат флобафены в полости. Граница срастания обвертки и околоцветника отмечена узкими, вытянутыми в тангенциальном направлении, заполненными флобафенами клетками. Наибольшее количество клеток, содержащих пигмент, сосредоточено в ребрах обвертки вокруг проводящих пучков. В средних ее слоях часто встречаются отдельные кристаллоносные клетки.

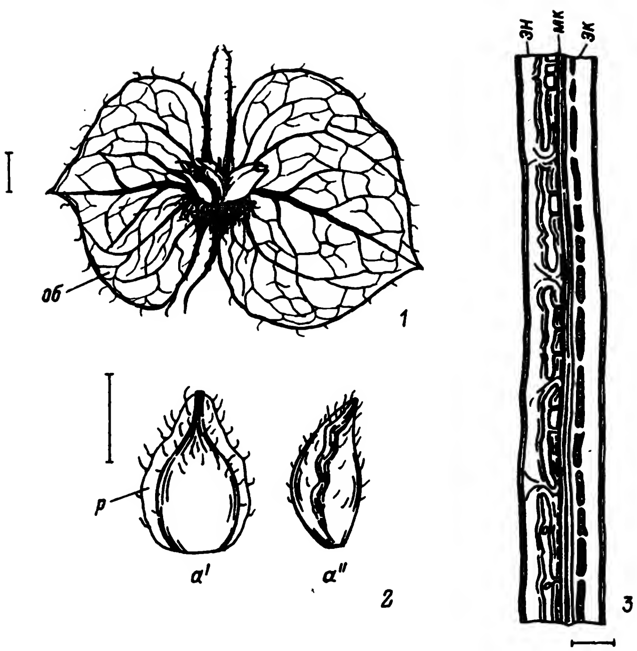


Рис. 7. Строение соплодия (*1*), плода (*2*) и перикарпия (*3*) у *Hemistylus macrostachya*.

а', *а''* — плод, заключенный в околоцветник с боковой стороны и со «спинки» соответственно; обозначения те же, что и на рис. 1—5. Масштабная линейка: *1*, *2* — 1; *3* — 0.01 мм.

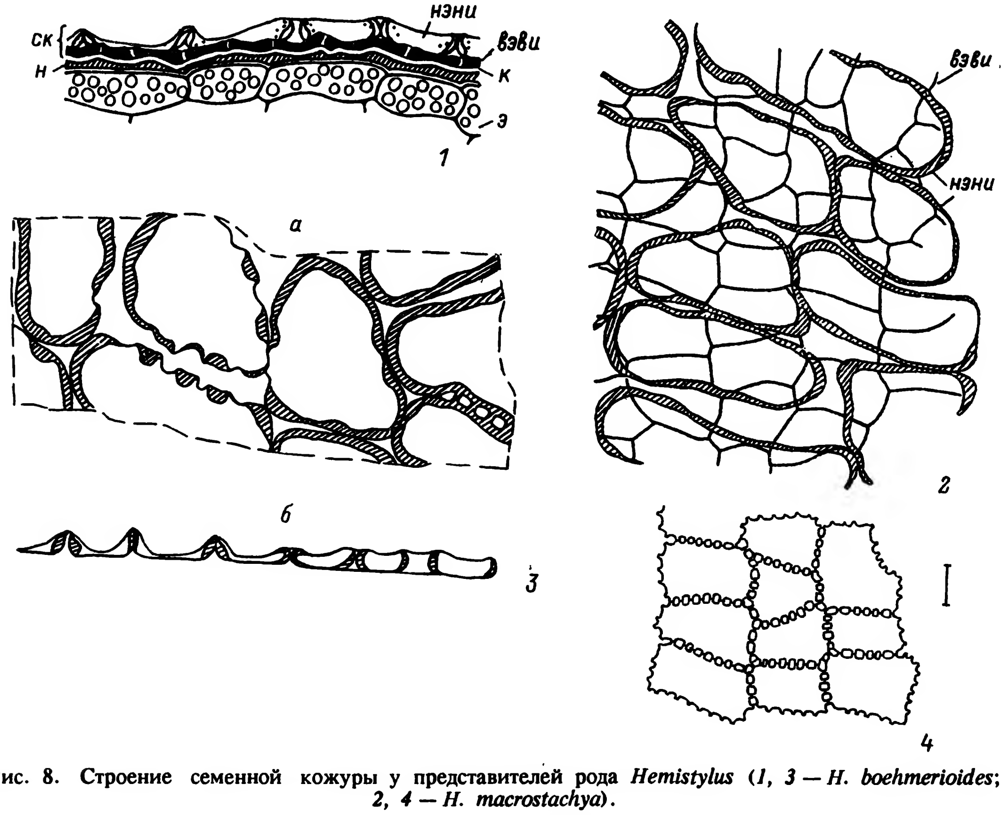


Рис. 8. Строение семенной кожуры у представителей рода *Hemistylus* (*1*, *3* — *H. boehmerioides*; *2*, *4* — *H. macrostachya*).

1 — семенная кожура на поперечном срезе; *2* — вид сверху; *3* — клетки экзотесты (*а* — вид сверху, *б* — на поперечном срезе); *4* — эндотегмен (вид сверху); обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка — 0.01 мм.

В покрове, образованном околоцветником (рис. 6, *4, по*), не сохраняется, за исключением внутренней эпидермы, клеточная структура; он состоит из спрессованных и окрашенных флобафенами клеточных оболочек; внутренняя эпидерма выделяется сильноутолщенной наружной тангенциальной стенкой клеток и большим количеством флобафенов в их полости.

Перикарпий плодов 2-го морфотипа по сравнению с 1-м редуцирован (рис. 6, *4—6*). Он тоньше (около 33 мкм в средней части плода), состоит из 4, редко 5 слоев клеток (в основном 1 слой волокон), утолщается у верхушки плода за счет большей величины всех его слоев.

H. macrostachya. Соплодие (рис. 7, *1*) «раскрывающееся» (Грудзинская, 1990): плоды по мере созревания отклоняются от оси и принимают горизонтальное положение; обвертка 8—10 мм шир., с тройчато-рассеченными пластинками, их боковые доли шиловидные, средняя — широкая сердцевидная, по краю реснитчатая. Очень короткая трубчатая часть обвертки срастается с основанием плода. Редуцированная и сильно опушенная брактея (возможно, рудимент цветка) находится между плодами; она отклоняется в сторону одного из плодов и довольно плотно прилегает к нему. Ребра околоцветника образуют окаймление с дорзальной и вентральной сторон плода (рис. 7, *2*, *a'*, *a''*). Грудзинской отмечен анемохорный характер соплодия у *H. macrostachya* в отличие от зоохорных соплодий у *H. boehmerioides*. Этой особенности соответствует морфолого-анатомическое строение плода у этого вида: орешковидные плоды мельче, чем у *H. boehmerioides* (около 2.0 × 1.0 мм), с более тонким 4-слойным перикарпием (около 20 мкм толщ. в средней части плода), для которого характерен очень узкий слой волокон (рис. 7, *3*). Околоцветник при плоде пленчатый. Обвертка, прилегающая к плоду, у одного образца грубая, кожистая, до 190 мкм толщ., у другого более тонкая с лучше выраженной дифференциацией тканей. Она рыхлая, по периферии с крупными воздухоносными полостями, состоит из более тонкостенных, чем у *H. boehmerioides*, клеток, содержащих меньше пигмента. В более тонкой обвертке различимы наружная эпидерма и субэпидерма, не содержащие флобафенов; наружная тангенциальная стенка их клеток утолщена, в субэпидерме она дугообразная и кутинизированная. В средних слоях имеются волокна и отдельные клетки с друзами оксалата кальция, иногда наблюдается большое количество кристаллов.

Строение семенной кожуры у изученных видов рода *Hemistylus* отличается от того, что мы наблюдали в предыдущих родах. Как и у представителей всех семейств порядка *Urticales*, включая *Urticaceae* (Vaughan, 1970; Corner, 1976; Takaso, Tobe, 1990), у видов рода *Hemistylus* нами обнаружены отверстия (перфорации) в семенной кожуре. При этом морфология ее поверхности различна не только в плодах разных видов, но и в плодах разного морфотипа; отверстия могут быть редкими или частыми и различаться по форме. У *H. boehmerioides* семенная кожура в плодах 1-го морфотипа на одних участках слабобороздчатая, благодаря тому что на бесструктурной пленке ее поверхности отпечатывается скульптурный рисунок прилегающей внутренней поверхности эндокарпия (см. таблицу, *3*), на других участках сглаженная, с редкими щелевидными и линейными отверстиями до 65 мкм дл. (см. таблицу, *4*); отверстия имеются только в основании семени. В плодах 2-го морфотипа поверхность семенной кожуры также различна на разных участках семени: в верхней части она ячеистая (см. таблицу, *5*), ниже — сглаженная, с небольшими, более частыми, чем в 1-м морфотипе, отверстиями 2—35 мкм дл., от округлых до линейных (см. таблицу, *5, 6*).

У *H. macrostachya* (см. таблицу, *7*) отверстия в семенной кожуре больше выражены. Они крупные, линейные, занимают значительную часть поверхности семени.

На поперечном срезе кожуры (рис. 8, *1*) и на отпрепарированной семенной кожуре (вид сверху, рис. 8, *2, 3, а, 4*) можно различить 2 слоя: 1) наружный;

он, очевидно, представляет собой наружную эпидерму наружного интегумента (экзотесту), состоит из клеток с утолщенными и слаболигнифицированными радиальными стенками, расходящимися у смежных клеток (местами сходные утолщения оболочки наблюдаются также в клетках нижележащего, по-видимому, субэпидермального слоя); утолщения радиальных стенок часто неравномерные, в виде дуг или небольших участков (что больше характерно для вида *H. boehmerioides* (рис. 8, *3, а*), чем для *H. macrostachya* (рис. 8, *2*)), поэтому на срезе их форма очень разнообразна (рис. 8, *3, б*); толщина и фрагментарность утолщений радиальных стенок различны, как и скульптура поверхности семенной кожуры, на разных участках семени; наружная тангенциальная стенка клеток экзотесты образует на поверхности семени сплошную бесструктурную пленку, в которой имеются отверстия; 2) внутренний; он является дериватом внутренней эпидермы внутреннего интегумента (эндотегменом), состоит из более или менее изодиаметрических окрашенных флобафенами клеток; как и в наружном слое семенной кожуры, радиальные стенки смежных клеток эндотегмена отходят одна от другой, образуя межклеточные пространства (рис. 8, *4*); на срезе очертания эндотегмена и подстилающей его кутикулы волнистые, границы между клетками трудноразличимы.

Клетки эндотегмена расположены рядами, ориентированными вдоль семени, тогда как клетки наружного слоя семенной кожуры вытянуты в перпендикулярном направлении и чуть косо (рис. 8, *2*), почти поперек семени и щелевидных отверстий, которые могут пересекать несколько эпидермальных клеток.

При сравнении анатомического строения семенной кожуры у изученных видов и морфотипов плода обнаружено ее значительное сходство. Небольшие различия касаются степени и характера утолщения радиальных стенок клеток экзотесты: во 2-м морфотипе плода *H. boehmerioides* они немного более тонкие и фрагментарные по сравнению с 1-м морфотипом, у *H. macrostachya* более тонкие и равномерно утолщенные, чем у *H. boehmerioides*.

Rousselia humilis. Соплодия «раскрывающиеся» и затем распадающиеся на 2 плода (рис. 9, *1*). Орешковидный плод яйцевидный, с оттянутой верхушкой, слегка уплощенный (более с внутренней боковой стороны), размерами около 2.0 × 1.0 мм, заключен в околоцветник, от которого не отделяется. Ребра околоцветника образуют с дорзальной и вентральной сторон плода крыловидное окаймление, варьирующее по ширине; в каждом ребре проходит проводящий пучок. Плод в околоцветнике окружен с одной стороны крыловидной брактеей, срастающейся с околоцветником. Размер ее сильно варьирует, достигая 3.2 мм дл. и 3.7 мм шир. Семя такой же формы, что и плод, плотно прилегает к перикарпию. Воздухоносные полости находятся во вторичных покровах плода — крупных крыловидных выростах околоцветника и в рыхлой ткани обвертки.

По анатомическому строению плода и семени вид *R. humilis* (рис. 9, *2—6*) сходен с видами рода *Hemistylus*. Перикарпий 4-слойный (рис. 9, *4*, *п*), но толще, чем у аналогичных плодов *Hemistylus* (до 35 мкм в средней части плода) за счет большей высоты клеток экзокарпия. Семенная кожура (рис. 9, *6*) имеет сходство с семенной кожурой у *H. macrostachya*, ее поверхность также с частыми линейными отверстиями (см. таблицу, *8*). Значительные отличия от предыдущего рода обнаруживаются в строении зародыша (гипокотиль-корневая ось заметно короче) и вторичных покровов плода (рис. 9, *4*, *5*). Они сравнительно тонкие (околоцветник 22—25 мкм толщ., обвертка 28—64 мкм), рыхлые, с большим количеством воздухоносных полостей, образованы в основном тонкостенными смятыми клетками, содержат мало флобафенов: во внутренней эпидерме околоцветника, в обвертке, в 1—2 внутренних слоях, в паренхиме вокруг проводящих пучков и местами в клетках верхней эпидермы. В средних слоях обвертки имеются отдельные клетки с друзами оксалата кальция и ориентированные вдоль плода нелигнифицированные и

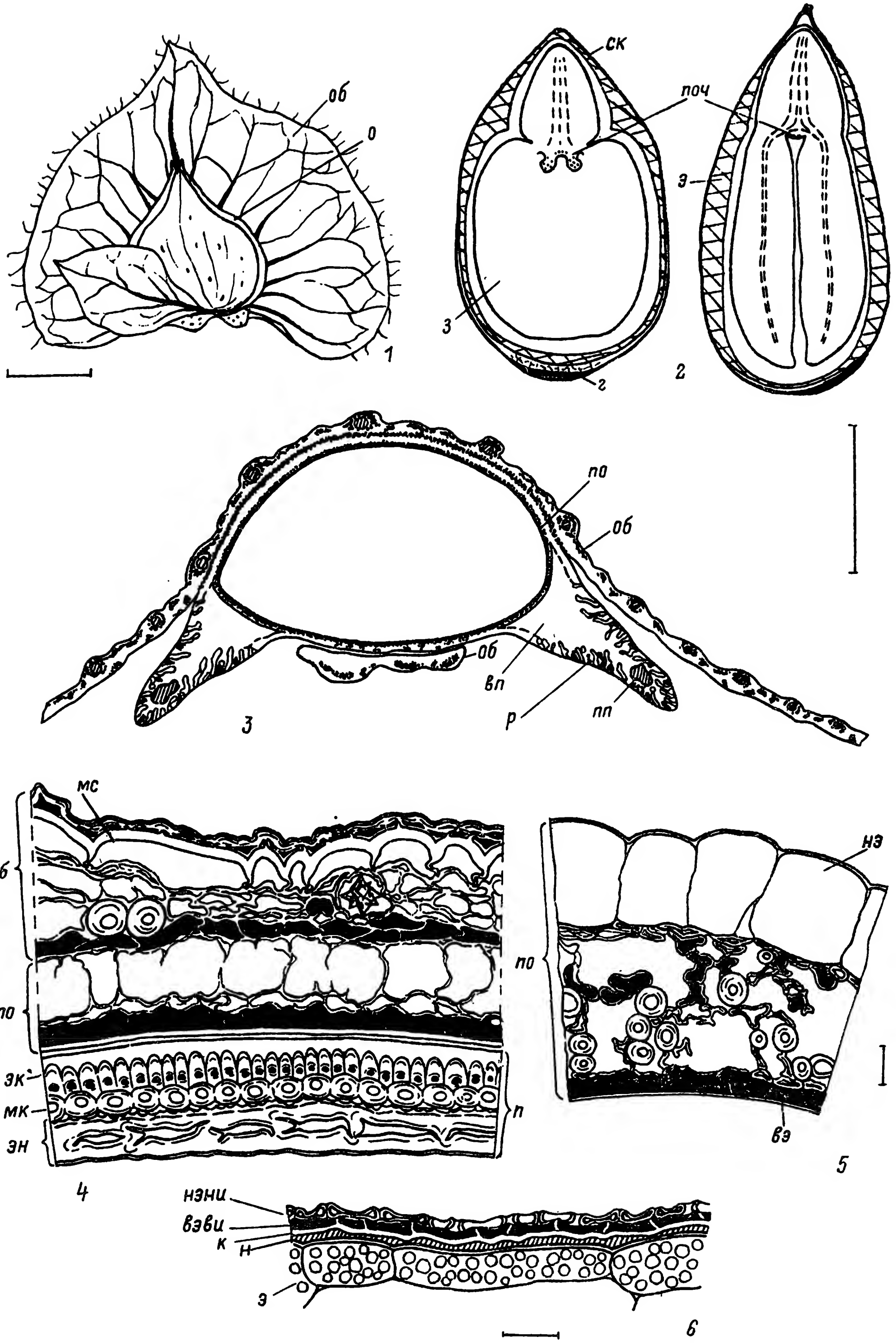


Рис. 9. Строение плода, семени и их покровов у *Rousselia humilis*.

1 — плод в околоцветнике и обвертке; *2* — семя на продольных медианных срезах (*а'*, *а"* — во взаимно перпендикулярных плоскостях); *3* — поперечный срез вторичных покровов плода; *4* — перикарпий и вторичные покровы плода на поперечном срезе; *5* — покров, образованный околоцветником, со стороны, противоположной обвертке; *6* — семенная кожура на поперечном срезе; *мс* — механический слой, *поч* — почечка зародыша; остальные обозначения те же, что и на рис. *1*—*5*. Масштабная линейка: *1* — 1; *2, 3* — 0.5; *4*—*6* — 0.01 мм.

слаболигнифицированные волокна; волокон особенно много в нижней части плода. Субэпидерма обвертки является специализированным механическим слоем (рис. 9, *4, мс*); как и у *H. macrostachya*, она состоит из крупных клеток с утолщенной дугообразной кутинизированной наружной тангенциальной стенкой.

Покров, образованный околоцветником, со стороны, противоположной брактее, имеет более рыхлую структуру (рис. 9, *5*): под крупными эпидермальными клетками цепочками расположены волокна, мелкие неодревесневшие склереиды неправильной формы и клетки, содержащие в полости флобафены. В ребрах околоцветника много крупных склереид.

Обсуждение результатов

Проведенное карпологическое исследование позволило не только получить информацию, ценную для систематики рассматриваемой трибы, но и сделать выводы по некоторым морфологическим проблемам, связанным с появлением новых форм соцветия, плода и «дополнительной покрытосемянности».

Отмеченная для рода *Parietaria* тенденция — редукция и олигомеризация соцветия (Ярмоленко, 1941) — привела к появлению у видов этого рода (Кравцова, 1990) и, очевидно, также у близких родов *Gesnouinia* и *Soleirolia* особого типа плода — обернутого, вторичный покров которого образован околоцветником и обверткой соцветия. Соплодия у *Hemistylus* и *Rousselia*, снабженные обверткой, являются, по мнению Грудзинской (1990), результатом сходных процессов преобразования соцветия. Биологическое значение возникновения новых форм соцветия и плода в трибе *Parietarieae* заключается не только в защитной функции обвертки и приспособлениях для распространения плодов (Грудзинская, 1990). Появляется качественно новый — многослойный — покров плода, который может определять (как показано на примере семейства маревых; Бутник, 1972, 1981) и другие его биологические особенности, а именно длительность сохранения жизнеспособности и характер прорастания. Важным свойством дополнительного покрова плода является пластичность его структуры.

Можно видеть, что процесс преобразования соцветия у представителей трибы *Parietarieae* осуществлялся одновременно и на основе дальнейшей дифференциации пола: обоеполые цветки, характерные для рода *Parietaria*, исчезают, и происходит пространственное разобщение цветков разного пола — появляются однополые соцветия (*Soleirolia*, *Rousselia*, виды рода *Hemistylus*). Возникновение однополых соцветий является одной из тенденций изменения соцветий у *Urticales* s. l. (Berg, 1977).

Сравнительно-анатомическое изучение плодов в данной трибе выявило большую стабильность структуры перикарпия и семенной кожуры: она слабо различается у близких родов. Морфология поверхности семенной кожуры может, однако, четко различаться у близких родов (*Parietaria*, *Gesnouinia*, *Soleirolia*) и видов одного рода (*Parietaria*, *Hemistylus*), а также у плодов разного морфотипа одного вида.

В пределах рода и близких родов наибольшее значение для систематики имеет строение вторичных покровов плода: оно обнаруживает отличительные родовые и видовые особенности. Морфолого-анатомическая структура вторичных покровов плода очень вариабельна. По-видимому, она отражает адаптивные изменения плода, происходящие при смене жизненной формы и связанные с особенностями диссеминации и прорастания. У гетерокарпных видов неоднородность плодов разного морфотипа также определяется в основном строением вторичных покровов.

Наиболее часто встречающийся кожистый вторичный покров плода, характеризующийся неодинаковой толщиной и сходной анатомической структурой, имеет разное происхождение: 1) из околоцветника (сравнительно тонкий, 12—37 мкм, виды рода *Parietaria*); 2) из обвертки (более толстый, 28—40 мкм, *Gesnouinia arborea*); 3) образованный сросшимися околоцветником и обверткой (значительно утолщенный, до 170 мкм, *Hemistylus boehmerioides*). Одревесневший вторичный покров плода тоже может быть сформирован как обверткой соцветия (*Parietaria cretica, P. diffusa, Soleirolia soleirolii*), так и трубкой околоцветника (*H. boehmerioides*, 1-й морфотип плода). В некоторых случаях можно, по-видимому, говорить о смене функций: обвертка плода у *P. cretica* и *G. arborea* в значительной степени замещает утончающийся перикарпий.

Разнообразие структуры вторичного покрова плода в родах *Hemistylus* и *Rousselia* соответствует отмеченному Грудзинской (1990) морфологическому ряду соплодий от «нераскрывающихся» к «раскрывающимся» и затем распадающимся. В настоящем ряду форм соплодий наблюдается изменение первоначально гомогенной структуры обвертки (*H. boehmerioides*) в сторону утоньшения клеточных оболочек, уменьшения содержания пигмента и постепенной дифференциации тканей: появляются специализированный механический слой и волокна (*R. humilis*).

Результаты настоящего исследования свидетельствуют о неоднородности трибы *Parietarieae*. В ней можно выделить 2 группы родов. Роды Нового Света *Hemistylus* и *Rousselia* образуют самостоятельную группу, отличающуюся от остальных несколькими признаками: наличием соплодий, срастанием структур, образующих вторичные покровы плода, и неотделяемостью их от перикарпия, 4—6 слойным перикарпием с хорошо развитым лигнифицированным эндокарпием, иным строением семенной кожуры — образованием отверстий на ее поверхности, наличием клеток с утолщенными лигнифицированными радиальными стенками, отсутствием хлоропластов. Роды *Hemistylus* и *Rousselia*, несмотря на различия по вегетативным признакам и морфологии соцветий, являются очень близкими родами и вряд ли могут быть отнесены к разным трибам. Морфологическое строение трубки околоцветника пестичного цветка, плода с характерным окаймлением, образованным околоцветником, линейное рыльце, а также ребристый плод 1-го морфотипа у *H. boehmerioides* указывают на родство с *Boehmeria* Jacq. и *Pouzolzia* Gaudich. Наши предварительные исследования анатомии перикарпия и семенной кожуры у представителей родов *Boehmeria* и *Pouzolzia* также подтверждают возможность переноса родов *Hemistylus* и *Rousselia* в трибу *Boehmerieae* Gaudich., что было отмечено ранее (однако только для рода *Hemistylus*) Грудзинской (1986).

Полученные результаты показывают, что гетерокарпия, по-видимому, более широко распространена в семействе крапивных, чем было известно ранее. Она представлена особыми формами: различны не сами плоды, а антокарпии (гетероантокарпия) или антокарпии и плоды (или соплодия), снабженные обверткой. Как и в роде *Parietaria* (Кравцова, 1990, 1991а, б), гетерокарпия у *H. boehmerioides* основана на гетерантии: из околоцветников (и обвертки, если она имеется) разных цветков формируется различный по морфолого-анатомическому строению покров плода. Однако если у представителей рода *Parietaria* цветки различны в связи с выраженностью пола (гиномоноэция — женские и обоеполые цветки), то у *H. boehmerioides* при условии моноэции гетерантия достигается благодаря существованию морфологически неодинаковых одиночных женских цветков и объединенных попарно в парциальные женские соцветия. Кроме того, полиморфизм диаспор (как плодов, так и соплодий) возникает в связи со значительным варьированием морфологического строения обвертки: у *H. boehmerioides* варьируют параметры ее трубчатой части, у *S. soleirolii* сильно колеблется число ребер (от 3 до 6), у *R. humilis* различен размер крыловидной брактеи, прирастающей к плоду; иногда она едва выражена, что позволяет предполагать у этого вида наряду с анемохорией также барохорию. У *H. macrostachya*, по-видимому, в связи с неравномерным ростом плодов в соплодии центральная брактея изгибается и прилегает к одному из них. Это создает некоторую неоднородность плодов в пределах одной диаспоры и, возможно, указывает на другие, более глубокие их различия. У одного из гербарных образцов этого вида из Венесуэлы (№ 7455 (MO)) обнаружена единственная диаспора другого типа — плод, очевидно, развившийся из 1-цветкового соцветия, окруженный с одной стороны тройчато-рассеченной крыловидной брактеей; при этом нет никаких следов 2-го цветка и центральной брактеи. Поскольку эта находка является единичной, трудно сказать, случайное ли это явление или результат сбора и гербаризации, или это гетерокарпия. Вопрос нуждается в дополнительном исследовании.

Гетерокарпия у *H. boehmerioides* представлена редкой формой: диаспоры разной морфологической природы — плоды антокарпии и соплодия. Гетерокарпия в этом случае характеризуется различной анатомической структурой покровов плодов как перикарпия, так и (в большей степени) вторичных покровов, возникших из трубки венчика и брактей, причем лигнификация обнаружена во вторичном покрове плода только 1-го морфотипа. Эти данные указывают на физиологическую разнокачественность плодов разного морфотипа. «Для гетерокарпической неоднородности семян характерно наличие двух типов семян — легко и труднопрорастающих» (Левина, 1981 : 70).

Weddell (1856—1857, 1869) наблюдал одиночные пестичные цветки, не объединенные в парциальные женские соцветия, только у вида *H. boehmerioides*. По-видимому, и гетерокарпия, сочетающаяся с гетерантией, является отличительным признаком этого вида. Различия по признаку гетерокарпии, а также по морфологии семенной кожуры свидетельствуют о том, что изученные нами виды *H. boehmerioides* и *H. macrostachya*, возможно, принадлежат разным надвидовым таксонам в пределах рода.

Нужно отметить, что виды близкого рода *Rousselia* с нераскрывающимися и раскрывающимися соплодиями отнесены Грудзинской (1986) к разным подродам.

При изучении строения плода 1-го морфотипа *H. boehmerioides* обнаружен ряд его замечательных особенностей. Он характеризуется довольно архаичной структурой перикарпия, что выражается в большем, чем во 2-м морфотипе, числе слоев волокон мезокарпия. По морфологическому строению этот плод сходен с ребристыми плодами у представителей рода *Pouzolzia* из трибы *Boehmerieae*. Сходство проявляется также в анатомической структуре перикарпия. По-видимому, существование у данного вида, кроме соплодий в обвертках, еще и антокарпиев можно рассматривать как примитивную черту, указывающую на то, что предковые формы *Hemistylus*, возможно, были близки к роду *Pouzolzia*. Для последнего характерны смешанные дихазиальные пазушные соцветия и отсутствие обверток. Олигомеризация соцветий и переход от смешанных соцветий к однополым (или появление хотя бы парциальных женских соцветий) происходили в трибах *Parietarieae* и *Boehmerieae*, видимо, параллельно. Соцветия, а также плоды и соплодия, снабженные обверткой, сформировались в результате этих процессов в обеих рассматриваемых трибах независимым путем.

Сравнивая 3 других рода трибы *Parietarieae*, можно отметить у родов *Gesnouinia* и *Soleirolia* производную по отношению к роду *Parietaria* структуру соцветия, цветка и плода. Наличие у представителей рода *Parietaria* примитивной для *Urticales* в целом (Berg, 1977) формы соцветия (разветвленного дихазиального соцветия), обоеполых цветков, а также отсутствие узкоспециализированных экологических групп у видов древнейшей подсекции позволяют считать этот род довольно архаичным, возможно, близким к предковым формам *Gesnouinia* и *Soleirolia*.

За поддержку исследования и содействие в получении материала автор приносит глубокую благодарность директору Миссурийского ботанического сада П. Рейвну, а также благодарит Дж. Соломона за полученный материал, И. А. Грудзинскую за материал и помощь в работе, А. П. Меликяна, Е. Н. Немирович-Данченко и К. Берга за ценные советы, полученные при подготовке этой статьи, инженеров кабинета сканирующей электронной микроскопии Н. В. Ченцову и Л. А. Карцеву за помощь в исследованиях на СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутник А. А. Строение покровов плодов маревых // Морфолого-биологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1972. С. 17—28. — *Бутник А. А.* Карпологическая характеристика представителей сем. *Chenopodiaceae* // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1433—1443. — *Василевская В. К., Оганесян М. Э.* Сравнительная анатомия представителей рода *Parietaria* // Биол. журн. Армении. 1977. Т. 30. № 9. С. 26—32. — *Грудзинская И. А.* Род *Rousselia* (*Urticaceae*) и его новые таксоны // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 937—942. — *Грудзинская И. А.* К эволюции цветков и соцветий в семействе *Urticaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 774—782. — *Каден Н. Н.* К вопросу о ложных плодах // Вестн. МГУ. 1947. № 12. С. 21—30. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Вторичные покровы и эволюционные тенденции в развитии плода // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1497—1508. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Анатомическое строение и особенности поверхности вторичных покровов плода // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 4. С. 510—524. — *Кравцова Т. И.* Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Плод и семя // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 9. С. 1211—1226. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с. — *Ярмоленко А. В.* Опыт построения системы рода *Parietaria* и родственных ему форм (материалы к монографии) // Тр. БИН. Сер. 1. Флора и сист. высш. раст. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 5. С. 319—330. — *Berg C. C. Urticales*, their defferentiation and systematic position // Plant Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 349—374. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1976. 312 p. — *Gaertner J.* De fructibus et seminibus plantarum. Vol. 1. Stuttgardieae, typ. Acad. Carolinae, 1788. 384 S. — *Takaso Tokushiro, Tobe Hiroshi.* Seed coat morphology and evolution in *Celtidaceae* and *Ulmaceae* (*Urticales*) // Bot. Mag. Tokyo. 1990. Vol. 103. N 1069. P. 25—41. — *Vaughan J. G.* The structure and utilization of oil seeds. London: Chapman a. Hall, 1970. 280 p. — *Weddell H. A.* Monographie de la famille des Urticées. Paris, 1856—1857. 591 p. (Arch. Mus. Hist. Nat. T. 19). — *Weddell H. A.* Ordo *Urticaceae* // De Candolle A. Prodromus regni vegetabilis. 1869. Pars XVI. P. 32—235.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 VII 1991

SUMMARY

Morphological and anatomical structure of fruits in genera *Gesnouinia*, *Soleirolia*, *Hemistylus* and *Rousselia* (*Urticaceae*, the tribe *Parietarieae*) has been studied. The results are compared with those on carpology of *Parietaria* (Kravtsova, 1990, 1991a, b). The structure of pericarp and seed coat varies slightly, but there is great variation in the accessory fruit covers. Plasticity of their structure probably reflects adaptive fruit changes, accompanying life form alterations and is related to the mode of dissemination and germination. The tribe *Parietarieae* comprises two distinct groups of genera: 1) *Parietaria*, *Gesnouinia*, *Soleirolia*; and 2) *Hemistylus* and *Rousselia*. The latter group of the New World genera differs from the former by the presence of aggregate fruits, accretion of accessory fruit covers and their adherence to pericarp, 4—6-layered pericarp with lignified endocarp, by seed coat with surface holes and cells, having thickened lignified radial walls, by the lack of chloroplasts in exotesta. The above data suggest that *Hemistylus* and *Rousselia* belong to the *Boehmerieae* rather than to the *Parietarieae*. In *Hemistylus boehmerioides* heterodiaspory (heterocarpy s. l.) occurs, there are anthocarpous and aggregate fruits with differences in the pericarp and accessory fruit covers.

УДК 581.9 (235.3)
© 1992

В. В. Петровский, Т. В. Плиева

К ФЛОРЕ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АНЮЙСКОГО НАГОРЬЯ

V. V. PETROVSKY, T. V. PLIEVA. ON THE FLORA OF THE NORTH-WESTERN PART OF THE ANYUY UPLAND

Приводится и обсуждается видовой состав 5 конкретных флор и региональной флоры северо-западной части Анюйского нагорья. Анализируются особенности изученной региональной флоры, в которой насчитывается 349 видов сосудистых растений. Обсуждается проблема разграничения флористических районов на изученной территории.

Анюйское нагорье — одна из территорий на северо-востоке Азии, где последовательно в течение многих лет проводятся сравнительно-флористические исследования, охватившие обширные по площади и значительно различающиеся по составу флор районы. Несмотря на богатый материал, полученный в результате этих многолетних исследований, он не может считаться исчерпывающим, поскольку в ряде районов нагорья инвентаризация флоры сосудистых растений еще не проведена. До последнего времени к числу таких районов относилась и северо-западная оконечность Анюйского нагорья (СЗАН). Флористические исследования, проведенные здесь летом 1988 г., дополняют и расширяют представления о флоре Анюйского нагорья. В сезон 1988 г. были изучены конкретные флоры (КФ) в трех пунктах: в среднем течении р. Медвежки (р. Кейнгувеем) — КФ-1; в верховьях р. Аттыквеем — КФ-3; в верховьях р. Люпвеем — КФ-5. Ранее одним из авторов (В. В. Петровским) в СЗАН были инвентаризированы еще 2 конкретные флоры: в верховьях р. Лельвергыргын — КФ-2; в верховьях р. Канеливеем — КФ-4 (табл. 1).

Район, охватывающий территорию этих 5 КФ, представляет собой северо-западную оконечность горного массива, образующего водораздел рек, впадающих в Восточно-Сибирское море (Медвежка и Канеливеем), и рек бассейна р. Колымы (Лельвергыргын, Аттыквеем, Люпвеем) (см. рисунок). Бо́льшую часть территории занимают сравнительно невысокие горные гряды, ориентированные с запада на восток и разделяемые довольно широкими долинами. Днища долин расположены на высоте 100—300 м, а максимальные отметки отдельных вершин достигают 1000—1100 м над ур. м. Почти на всей территории господствуют тундровые ландшафты, лишь в бассейне р. Аттыквеем на южной окраине региона отмечены участки лесотундры: именно здесь проходит северная граница лесной растительности. Преобладающими типами тундр являются кочкарные и бугорковые травяно-кустарниковые — в долинах и щебнистые травяно-кустарничковые — на склонах и вершинах поднятий. В литологическом отношении исследованная территория неоднородна. На большей части региона преобладают выходы осадочных пород триасового возраста, лишь в верховьях р. Люпвеем (КФ-5) на поверхности доминируют палеозойские породы, представленные известняками и известьсодержащими породами разного состава. Во многих местах прослеживаются выходы магматических пород кислого состава (граниты и гранитоиды). Литология материнских пород заметно отражается на локальных флористических комплек-

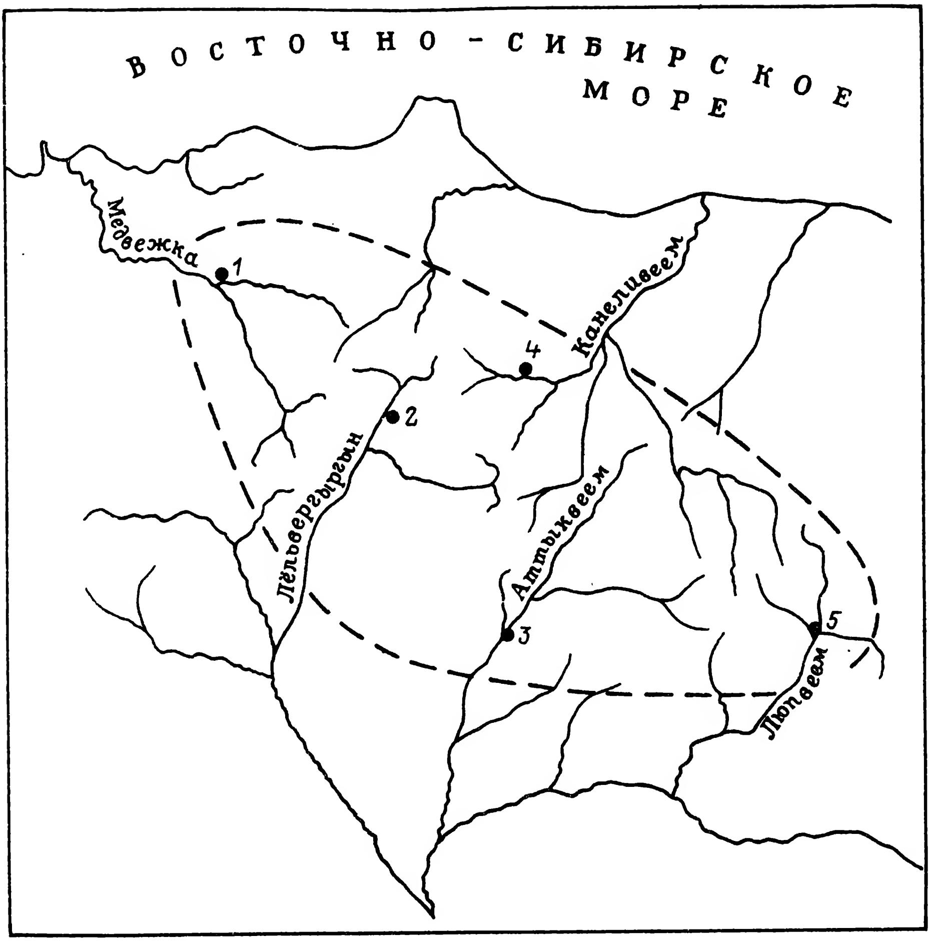


Схема района работ.

Пункты, в которых отрабатывались конкретные флоры: *1* — р. Медвежка; *2* — р. Лельвергыргын; *3* — р. Аттыквеем; *4* — р. Канеливеем; *5* — р. Люпвеем. Штриховой линией обозначена граница района работ.

сах, но частое и почти повсеместное чередование многих литологических разностей во многих случаях нивелирует различия видового состава отдельных КФ.

По своему флористическому богатству региональная флора (РФ) СЗАН соответствует уровню богатства аналогичных региональных флор Анюйского нагорья (Заславская, Петровский, 1983; Петровский, Плиева, 1988) и вполне сравнима с любой из подобных РФ. Целесообразно сравнить флору СЗАН с близкой и во многом аналогичной региональной флорой соседней территории Люпвеемского горного массива (ЛГМ), которая по своему богатству и полноте изученности может стать базовой моделью для сравнительного анализа региональных флор Чукотской флористической провинции (см. Заславская, Петровский, 1983).

При заметном сходстве таксономической структуры и географических спектров региональных флор ЛГМ и СЗАН (табл. 2) важно установить признаки, по которым различаются эти два флористических комплекса. Особенность таксономической структуры РФ СЗАН выражается в чрезвычайно высокой доле представителей семейства розоцветных (4-е место), и прежде всего представителей рода *Potentilla* (2-е место). Специфической чертой географического спектра РФ СЗАН можно считать необычно высокий процент видов сибирско-западно-американской и сибирской групп, а также сравнительную малочисленность очень

ТАБЛИЦА

Видовой состав конкретных флор КФ

Вид	Реки				
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем — верховья (КФ-5)
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	+	—	—	—	—
W. glabella R. Br.	—	—	+	—	+
Cystopteris dickieana R. Sim.	—	—	—	—	+
C. fragilis (L.) Bernh.	+	+	—	+	—
Dryopteris fragrans (L.) Schott.	+	+	+	+	+
Equisetum arvense L.	+	+	+	+	+
E. fluviatile L.	+	—	+	—	—
E. scirpoides Michx.	—	+	—	+	+
E. variegatum Schleich.	—	+	+	—	+
Lycopodium selago L. subsp. *arcticum* Tolm.	+	+	+	+	+
Selaginella sibirica (Milde) Hieron.	+	+	+	+	+
Larix cajanderi Mayr	—	+	+	—	—
Pinus pumila (Pall.) Regel	—	—	+	—	—
Sparganium hyperboreum Laest.	+	—	+	+	+
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	+	+	+	+	+
H. pauciflora R. Br.	+	+	—	+	—
Alopecurus aequalis Sobol.	+	—	—	—	—
A. alpinus Smith	—	+	—	+	+
A. glaucus Less.	+	—	+	+	—
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	+	+	+	+	+
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	+	+	+	+	+
Agrostis vinealis Schreb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel.	+	+	+	+	+
Calamagrostis holmii Lange	+	+	+	+	+
C. lapponica (Wahl.) C. Hartm.	—	+	+	+	+
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb.	—	+	+	+	+
C. purpurea (Trin.) Trin.	—	+	+	+	—
C. purpurascens R. Br.	+	+	—	+	+
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.	—	+	+	+	—
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	+	+	+	+	+
Trisetum molle Kunth	—	—	+	—	—
T. sibiricum Rupr.	+	+	+	+	+
T. spicatum (L.) Richt.	+	+	+	+	+
Koeleria asiatica Domin	+	—	—	—	—
Poa alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena*	+	+	+	+	+
P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky	+	+	—	+	—
P. arctica R. Br. s. str.	+	+	+	+	+
P. botryoides (Griseb.) Roshev.	—	—	+	—	—
P. glauca Vahl	+	+	+	+	+
P. malacantha Kom. s. str.	+	+	+	+	+
P. paucispicula Scribn. et Merr.	—	+	—	+	+
P. pseudoabbreviata Roshev.	—	+	—	+	+
P. sibirica Rochev.	+	+	—	+	+
P. tolmatschevii Roshev.	—	+	—	+	—
Dupontia psilosantha Rupr.	+	—	—	+	—
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	+	+	+	+	—
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	—	+	—	+	—
Puccinellia borealis Swall.	+	—	—	—	—
P. wrightii (Scribn. et Merr.) Tzvel.	—	—	—	—	+
Festuca altaica Trin.	+	+	+	+	+
F. auriculata Drob.	+	+	+	+	+
F. baffinensis Polunin	—	—	—	+	+
F. brachyphylla Schult. et Schult.	+	+	+	+	+
F. brevissima Jurtz.	—	+	—	+	+
F. hyperborea Holmen ex Fridericken	+	+	—	+	—
F. rubra L.	+	—	—	—	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Реки				
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем — верховья (КФ-5)
Bromus pumpellianus Scribn.	+	+	+	+	+
Roegneria borealis (Turcz.) Nevski	—	+	+	+	+
R. confusa (Roshev.) Nevski	—	—	+	—	—
R. kronokensis (Kom.) Tzvel.	—	—	+	+	+
R. macroura (Turcz.) Nevski	+	+	+	+	+
R. nepliana V. Vassil.	—	—	—	—	+
R. villosa V. Vassil. subsp. *villosa*	—	—	—	+	+
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	+	+	+	—	+
L. interior (Hult.) Tzvel. × *Roegneria macroura* (Turcz.) Nevski	—	—	+	—	—
L. villosissimus (Scribn.) Tzvel.	+	—	—	—	—
Eriophorum callitrix Cham. ex C. A. Mey.	+	+	+	+	+
E. medium Anderss.	—	—	—	+	—
E. polystachyon L.	+	+	+	+	+
E. russeolum Fries	+	+	—	—	+
E. scheuchzeri Hoppe	+	+	+	+	+
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	—	+	+	+	+
E. vaginatum L.	+	+	+	+	+
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.	+	+	+	+	+
K. simpliciuscula (Wahl.) Mackenz.	—	—	—	+	+
Carex appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kuk.	+	—	—	—	—
C. atrofusca Schkuhr	—	+	—	+	+
C. chordorrhiza Ehrh.	+	+	+	—	+
C. duriuscula C. A. Mey.	—	+	—	—	—
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	+	+	+	+	+
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	+	+	+	+	+
C. glacialis Mackenz.	—	—	—	—	+
C. gynocrates Wormsk.	—	—	—	—	+
C. holostoma Drej.	—	—	—	—	+
C. lugens H. T. Holm	+	+	+	+	+
C. macrogyna Turcz. ex Steud.	—	—	—	—	+
C. marina Dew.	—	—	—	—	+
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.	—	+	+	+	+
C. membranacea Hook.	—	—	—	—	+
C. misandra R. Br.	+	+	+	+	+
C. obtusata Liljebl.	+	+	—	+	+
C. pediformis C. A. Mey.	+	+	—	+	+
C. podocarpa R. Br.	+	+	+	+	+
C. rariflora (Wahl.) Smith	+	+	+	+	+
C. rhynchophysa C. A. Mey.	—	—	+	—	—
C. rotundata Wahl.	—	+	+	+	+
C. rupestris Bell. ex All.	+	+	+	+	+
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	+	+	+	+	+
C. scirpoidea Michx.	+	+	+	+	+
C. stans Drej.	+	+	+	+	+
C. supina Wahlb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.	+	+	+	—	—
C. trautvetteriana Kom.	+	—	+	—	+
C. tripartita All.	+	+	+	+	+
C. vaginata Tausch	+	+	+	+	+
C. williamsii Britt.	—	—	+	+	—
Juncus biglumis L.	+	+	+	+	+
J. castaneus Smith	—	+	+	+	+
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz.	—	—	+	—	+
J. triglumis L.	—	+	—	+	+
Luzula confusa Lindb.	+	+	+	+	+

Вид	Реки				
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем — верховья (КФ-5)
L. multiflora (Retz.) Lej.	+	+	+	+	+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	+	+	+	+	+
L. parviflora (Ehrh.) Desv.	+	—	+	—	+
L. rufescens Fisch.	+	+	+	—	+
L. tundricola Gorodk. ex Vassil.	+	+	—	+	+
L. wahlenbergii Rupr.	+	+	+	+	—
Tofieldia coccinea Richards.	—	+	+	+	+
T. pusilla (Michx.) Pers.	—	—	—	—	+
Veratrum oxysepalum Turz.	+	+	+	+	+
Allium schoenoprasum L.	+	+	—	+	+
A. strictum Schrad.	+	—	—	+	—
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	+	+	—	+	+
Populus suaveolens Fisch.	—	—	+	—	—
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	—	—	+	—	—
Salix alaxensis Covil.	—	—	—	—	+
S. anadyrensis Flod.	+	—	+	—	—
S. boganidensis Trautv.	+	+	+	—	+
S. fuscescens Anderss.	+	+	+	+	+
S. glauca L.	+	+	+	+	+
S. hastata L.	+	+	+	—	+
S. krylovii E. Wolf.	+	+	+	+	+
S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.	+	—	—	—	—
S. phlebophylla Anderss.	+	+	+	+	+
S. polaris Wahl.	+	+	+	+	+
S. pulchra Cham.	+	+	+	+	+
S. recurvigemmis A. Skvorts.	—	+	—	+	+
S. reticulata L.	+	+	+	+	+
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	+	+	+	+	+
S. schwerinii E. Wolf.	+	—	+	—	—
S. sphenophylla A. Skvorts.	+	+	+	+	+
S. tschuktschorum A. Skvorts.	—	+	+	+	+
Betula exilis Sukacz.	+	+	+	+	+
Alnus fruticosa Rupr.	—	—	+	—	+
Oxyria digyna (L.) Hill.	+	+	+	+	+
Rumex arcticus Trautv.	+	+	—	+	—
R. graminifolius Trautv. var. *graminifolius*	+	+	+	+	+
Polygonum bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	+	+	+	+	+
P. laxmannii Lepech.	+	+	+	+	+
P. tripterocarpum A. Gray	+	+	+	+	+
P. viviparum L.	+	+	+	+	+
Koenigia islandica L.	—	—	—	+	—
Monolepis asiatica Fisch. et C. A. Mey.	+	—	—	—	—
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	+	+	+	+	+
Stellaria ciliatosepala Trautv. var. *ciliatosepala*	+	+	+	+	+
S. crassifolia Ehrh.	+	—	+	—	—
S. fischeriana Sér.	+	+	+	+	+
S. monantha Hult.	+	+	+	+	+
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.	+	+	—	+	—
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	+	+	—	+	+
C. maximum L.	+	—	—	—	—
Minuartia biflora (L.) Schinz. et Tell.	+	+	+	+	—
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	+	+	+	+	+
M. obtusiloba (Rybd.) Hause	+	+	+	+	+
M. rubella (Wahl.) Hiern	+	+	—	+	+
M. stricta (Sw.) Hiern	—	—	—	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Реки				
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем — верховья (КФ-5)
M. verna (L.) Hiern	+	—	+	—	—
Arenaria capillaris Poir.	—	+	+	+	+
A. tschuktschorum Regel	+	+	+	+	+
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	—	—	+	—	—
Wilhelmsia physodes (Sér.) McNeil	—	—	—	—	+
Silene acaulis (L.) Jacq.	—	—	—	—	+
S. repens Patr.	+	+	+	+	+
S. stenophylla Ledeb.	+	+	+	+	+
Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* (Sambuk) Perf.	—	—	—	+	—
Gastrolychnis affinis (I. Vahl) Tolm. et Kozhan.	+	+	—	+	+
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	+	+	+	+	+
Dianthus repens Willd.	+	+	+	+	+
Caltha arctica R. Br.	+	+	+	+	+
Delphinium chamissonis G. Pritz. ex Walp.	—	+	—	+	—
D. middendorffii Trautv.	+	+	—	+	+
Aconitum productum Reichenb.	+	+	+	+	+
Anemone richardsonii Hook.	+	+	+	+	+
A. sibirica L.	+	+	+	+	+
Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	—	—	+	—	—
P. nuttaliana (DC.) Bercht. et J. Presl	+	+	+	+	+
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.	—	+	—	+	+
Ranunculus affinis R. Br.	+	+	—	+	+
R. gmelinii DC.	+	+	+	+	+
R. grayi Britt.	—	—	—	—	+
R. hyperboreus Rottb.	—	+	—	+	—
R. nivalis L.	+	+	+	+	+
R. pallasii Schlecht.	+	+	+	+	—
R. pygmaeus Wahl.	+	+	+	+	+
R. punctatus Jurtz.	+	+	—	+	+
R. sulphureus C. J. Phipps	+	+	+	+	—
R. turneri Greene subsp. *turneri*	+	+	—	+	—
Thalictrum alpinum L.	—	+	—	+	+
Papaver detritophilum Petrovsky	+	+	+	—	—
P. lapponicum (Tolm.) Nordh.	+	—	+	+	+
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	—	+	—	+	+
P. pulvinatum Tolm.	—	—	—	+	—
Corydalis arctica M. Pop.	—	+	—	+	+
Eutrema edwardsii R. Br.	+	+	+	+	+
Braya humilis (C. A. Mey.) Robins.	—	—	—	—	+
B. purpurascens (R. Br.) Bunge	—	—	—	—	+
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz.	+	—	—	+	+
Ermania parryoides Cham. ex Botsch.	—	+	+	+	+
Erysimum pallasii (Pursh) Fern.	+	+	+	+	+
Cardamine bellidifolia L.	+	+	+	+	+
C. hyperborea O. E. Schulz	—	—	+	—	+
C. pratensis L.	+	+	+	+	+
Arabis septentrionalis N. Busch	+	—	—	—	+
A. umbrosa Turcz.	+	+	+	+	+
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.	—	+	—	+	—
Parrya nudicaulis (L.) Regel	+	+	+	+	+
Draba cinerea Adams	+	+	—	+	+
D. crassifolia Crah.	—	—	—	—	+
D. fladnizensis Wulf.	—	+	—	+	+
D. hirta L. s. l.	+	+	+	+	+
D. juvenilis Kom.	—	+	—	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Реки				
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем — верховья (КФ-5)
D. lonchocarpa Rydb.	—	—	—	+	—
D. macrocarpa Adams	—	—	—	—	+
D. nivalis Liljebl.	+	+	+	+	+
D. parvisiliquosa Tolm.	+	+	+	+	—
D. pauciflora R. Br.	—	+	—	+	+
D. pilosa DC.	—	—	—	+	+
D. pseudopilosa Pohle	+	+	+	+	—
D. subcapitata Simm.	—	—	—	—	+
Thlaspi cochleariforme DC.	—	—	—	+	+
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv.	+	+	—	+	—
Saxifraga calycina Sternb. subsp. *calycina*	—	—	+	—	+
S. cernua L.	+	+	+	+	+
S. dahurica Willd.	—	+	—	—	+
S. eschscholtzii Sternb.	—	+	—	—	+
S. foliolosa R. Br.	+	+	+	+	+
S. funstonii (Small) Fedde	+	+	+	+	+
S. hieracifolia Waldst. et Kitag.	+	+	—	+	+
S. hirculus L. s. l.	+	+	+	+	+
S. hyperborea R. Br. s. str.	—	+	+	+	+
S. nelsoniana D. Don	+	+	+	+	+
S. nivalis L.	+	+	+	+	+
S. oppositifolia L. subsp. *smalliana* Hult.	—	—	—	—	+
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+
S. radiata Small	+	+	+	+	—
S. serpyllifolia Pursh	—	—	—	—	+
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith ex Lindm.	—	—	+	—	+
Chrysosplenium alternifolium L.	—	+	+	+	+
C. tetrandrum (Lund) Th. Fries	+	—	—	+	—
Parnassia palustris L.	—	—	—	—	+
P. kotzebuei Cham. et Schlecht.	—	+	—	+	—
Ribes triste Pall.	—	—	+	—	—
Spiraea beauverdiana Schneid.	+	—	—	+	—
S. salicifolia L.	+	+	—	+	—
Rubus arcticus L.	+	+	+	+	—
R. chamaemorus L.	+	+	+	+	—
Comarum palustre L.	+	+	+	+	+
Potentilla anachoretica Soják	—	+	—	—	+
P. anjuica Petrovsky	+	—	—	—	+
P. arenosa (Turcz.) Juz.	+	+	+	+	+
P. crebridens Juz. s. l.	+	+	+	+	+
P. elegans Cham. et Schlecht.	—	+	+	+	—
P. gorodkovii Jurtz.	—	—	—	—	+
P. hyparctica Malte	—	—	—	—	+
P. hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	—	+	—	—	—
P. jacutica Juz.	+	+	—	+	—
P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	+	+	—	+	+
P. pulviniformis Khokhr.	—	—	+	—	—
P. rubella Sørens.	—	+	—	+	—
P. stipularis L.	+	+	+	+	+
P. stipularis L. × *P. arenosa* (Turcz.) Juz.	+	—	—	—	—
P. subvahliana Jurtz.	—	—	—	—	+
P. tikhomirovii Jurtz.	+	—	—	—	—
P. tschukotica Jurtz. et Petrovsky	+	+	+	+	+
P. uniflora Ledeb.	+	+	+	+	+
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene	+	—	—	—	+
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	—	+	+	+	+
Dryas incisa Juz.	—	+	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Реки				
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем — верховья (КФ-5)
D. punctata Juz.	+	+	+	+	+
Sanguisorba officinalis L.	+	+	—	+	+
Rosa acicularis Lindl.	+	+	+	+	+
Astragalus alpinus L.	+	+	+	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray	+	+	+	+	+
A. kolymensis Jurtz.	+	+	+	+	+
A. schelichowii Turcz.	—	—	+	—	+
A. umbellatus Bunge	—	+	—	+	+
Oxytropis czukotica Jurtz.	+	+	+	+	+
O. mertensiana Turcz.	—	+	—	+	+
O. middendorffii Trautv. subsp. *coerulescens* Jurtz. et Petrovsky	—	+	—	+	+
O. ochotensis Bunge	+	+	+	+	+
O. semiglobosa Jurtz.	—	—	—	—	+
O. vassilczenkoi subsp. *substepposa* Jurtz.	+	+	+	—	+
Hedysarum dasycarpum Turcz.	—	—	—	—	+
H. hedysaroides (L.) Schinz et Thell. s. l.	+	+	+	+	+
Empetrum subholarcticum V. Vassil.	+	+	+	+	+
Viola epipsiloides A. et D. Löve	+	+	+	+	—
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+	+	+	+	—
C. latifolium (L.) Holub	+	+	+	+	+
Epilobium dahuricum Fisch. ex Hornem.	+	+	—	+	+
E. palustre L.	—	—	—	+	—
Hippuris vulgaris L.	+	+	+	+	+
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) Schischk.	+	—	—	—	+
Pachypleurum alpinum Ledeb.	+	+	—	+	+
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Ledeb.	+	+	+	+	+
Pyrola grandiflora Radius	+	+	+	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	—	+	+	+	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	+	+	+	+	+
Rhododendron parvifolium Adams	—	—	—	—	+
Cassiope tetragona (L.) D. Don	+	+	+	+	+
Andromeda polifolia L.	—	+	+	—	+
Arctous alpina (L.) Niedenzu	+	+	+	+	+
A. erythrocarpa Small	—	—	—	+	+
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange	+	+	+	+	+
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	+	+	+	+	+
Diapensia obovata (Fr. Schmidt.) Nakai	+	+	—	+	+
Androsace chamaejasme Wulfen subsp. *arctisibirica* Korobk.	+	+	+	+	+
A. ochotensis Willd. ex Roem et Schult.	+	+	+	+	+
A. septentrionalis L.	+	+	+	+	+
Armeria maritima (Miller) Willd.	—	—	—	—	+
Gentiana algida Pall.	+	+	+	+	+
G. barbata Froel.	—	—	—	—	+
G. glauca Pall.	+	+	+	+	+
G. tenella Rottb.	—	+	—	—	+
Phlox sibirica L.	+	—	—	—	—
Polemonium acutiflorum Willd.	+	+	+	+	+
P. boreale Adams	+	+	+	+	+
Eritrichium tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	—	+	+	+	+
E. villosum (Ledeb.) Bunge	+	+	—	+	+
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg.	+	+	+	+	+
Dracocephalum palmatum (Willd.) Stend.	+	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Реки				
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем — верховья (КФ-5)
Thymus oxyodontus Klok.	+	—	+	+	+
Lagotis minor (Willd.) Standl.	+	+	+	+	+
Castilleja pallida (L.) Spreng.	+	—	—	—	—
Pedicularis adamsii Hult.	+	+	+	+	+
P. amoena Adams	+	+	+	+	+
P. capitata Adams	—	—	—	—	+
P. labradorica Wirsing	+	—	+	—	+
P. langsdorffii Fisch. ex Stev.	+	—	—	—	—
P. lapponica L.	+	+	+	+	+
P. oederi Vahl	+	+	+	+	+
P. sceptrum-carolinum L.	+	—	+	—	—
P. sudetica Willd. subsp. *albolabiata* Hult.	+	+	+	—	+
P. sudetica subsp. *interioroides* Hult.	+	+	+	+	+
P. verticillata L.	—	—	—	—	+
Galium boreale L.	—	+	+	+	+
G. densiflorum Ledeb.	+	+	+	+	+
Linnaea borealis L.	—	—	+	+	—
Adoxa moschatellina L.	+	—	—	+	—
Valeriana capitata Pall.	+	+	+	+	+
Campanula uniflora L.	+	—	—	—	+
Aster alpinus L.	—	+	+	+	+
Erigeron eriocephalus J. Vahl.	+	—	+	+	+
E. komarovii Botsch.	—	+	—	—	+
Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman	+	+	+	+	+
Leontopodium kurilense Takeda	—	—	—	—	+
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	+	—	+	—	+
Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobk.	+	+	+	+	+
A. borealis Pall. s. l.	+	+	+	+	+
A. glomerata Ledeb.	—	+	+	+	+
A. furcata Bieb.	+	+	+	+	+
A. kruhsiana Bess.	+	+	+	+	+
A. laciniatiformis Kom.	—	—	—	—	+
A. tilesii Ledeb.	+	+	+	+	+
Nardosmia glacialis Ledeb.	+	+	+	+	+
N. gmelinii Turcz. ex DC.	+	+	+	+	+
N. frigida (L.) Hook	+	+	+	+	+
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	+	+	+	+	+
A. iljinii (Maguire) Iljin	+	+	+	+	+
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	+	+	+	+	+
S. congestus (R. Br.) DC.	—	—	—	+	+
S. frigidus (Richards.) Less.	+	+	+	+	+
S. integrifolius (L.) Clairv.	+	—	—	+	—
S. resedifolius Less.	+	+	+	+	+
S. tundricola Tolm.	+	+	+	+	+
Saussurea schanginiana (Wydl.) Fisch.	—	—	—	—	+
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.	+	+	+	+	+
Taraxacum alascanum Rydb.	+	+	+	+	+
T. albescens Dahlst.	—	+	—	—	—
T. arcticum (Trautv.) Dahlst.	—	+	—	+	+
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.	+	+	+	+	+
T. hyparcticum Dahlst.	—	+	—	+	—
T. lateritium Dahlst.	—	—	+	+	—
T. petrovskyi Tzvel.	—	—	—	—	+
T. sibiricum Dahlst.	+	+	+	+	+
T. jurtzevii Tzvel.	—	—	+	—	+
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	+	+	+	+	+
C. nana Richards.	+	—	—	—	+

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов в конкретных флорах (КФ) района и во флоре района в целом (РФ)

Долготные и широтные географические группы	Реки					Региональная флора (РФ)	Уточненная РФ СЗАН (УРФ)
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем (КФ-5)		
А. Долготные элементы							
Циркумполярная	87 34.8	100 37.2	86 35.8	108 38.8	105 35.5	135 34.9	122 35.0
Восточносибирская	23 9.2	24 8.9	31 12.9	21 7.6	28 9.5	41 10.6	37 10.6
Восточносибирско-западноамериканская	23 9.2	28 10.4	22 9.2	30 10.8	32 10.8	39 10.1	34 9.7
Сибирско-западноамериканская	20 8.0	22 8.2	17 7.1	21 7.6	21 7.1	25 6.5	24 6.9
Чукотско-западноамериканская	17 6.8	19 7.1	16 6.7	18 6.5	21 7.1	25 6.5	23 6.6
Сибирско-американская	17 6.8	20 7.4	20 8.3	21 7.6	18 6.1	23 5.9	23 6.6
Сибирская	16 6.4	11 4.1	9 3.8	13 4.6	14 4.7	19 4.9	19 5.4
Евразийско-западноамериканская	12 4.8	15 5.6	13 5.4	15 5.4	14 4.7	19 4.9	18 5.2
Евразийская	13 5.2	9 3.3	7 2.9	11 3.9	10 3.4	16 4.2	16 4.6
Чукотско-охотская	8 3.2	12 4.5	8 3.3	10 3.6	14 4.7	18 4.7	15 4.3
Восточносибирско-американская	11 4.4	7 2.6	10 4.2	8 2.9	14 4.7	20 5.2	14 4.0
Чукотско-американо-западноевразийская	2 0.8	2 0.7	1 0.4	2 0.7	3 1.0	3 0.8	2 0.5
Чукотско-американская	1 0.4	—	—	—	2 0.7	3 0.8	2 0.5
Всего во флоре	250 100.0	269 100.0	240 100.0	278 100.0	296 100.0	386 100.0	349 100.0
Б. Широтные элементы							
Арктическая	19 7.6	23 8.5	14 5.8	25 9.0	27 9.1	42 10.9	30 8.6
Метаарктическая	42 16.8	53 19.7	47 19.6	53 19.1	62 21.0	69 17.9	64 18.3
Арктоальпийская	58 23.2	71 26.4	52 21.7	74 26.6	75 25.3	87 22.5	81 23.2
Гипоарктическая	32 12.8	30 11.2	24 10.0	29 10.4	29 9.8	41 10.6	38 10.9
Гипоарктомонтанная	43 17.2	44 16.4	45 18.7	42 15.1	52 17.6	60 15.5	55 15.8
Арктобореальная	38 15.2	39 14.5	37 15.4	45 16.2	42 14.2	57 14.8	58 14.9

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Долготные и широтные географические группы	Реки					Региональная флора (РФ)	Уточненная РФ СЗАН (УРФ)
	Медвежка (КФ-1)	Лельвергыргын (КФ-2)	Аттыквеем (КФ-3)	Канеливеем (КФ-4)	Люпвеем (КФ-5)		
Бореальная	18 7.2	9 3.3	21 8.8	10 3.6	9 3.0	30 7.8	29 8.3
Всего во флоре	250 100.0	269 100.0	240 100.0	278 100.0	296 100.0	386 100.0	349 100.0

характерной группы чукотско-охотских видов. Что касается различий видового состава этих двух РФ, то при коэффициенте общности 78% (коэффициент Жаккара) эти флоры имеют 359 общих видов, 27 видов встречены только в СЗАН и 74 вида — только в ЛГМ.

Все виды, не отмеченные в ЛГМ, можно разделить на 3 группы. К 1-й относятся виды, проникновение которых в пределы СЗАН происходило, скорее всего, с северо-запада — с территории осушенного шельфа или из современных прибрежных районов восточносибирской Арктики: *Dupontia psilosantha, Leymus villosissimus, Ranunculus pallasii, Arabis septentrionalis, Thlaspi cochleariforme.* Ко 2-й группе относятся виды специфических местообитаний и экотопов, отсутствующих или слабо представленных в ландшафтах ЛГМ. В числе таких таксонов следует назвать *Carex duriuscula, Spiraea salicifolia, Potentilla jacutica, Castilleja pallida, Taraxacum petrovskyi, T. jurtzevii* и др. Не исключено, впрочем, что эти виды из-за малочисленности их популяций просто не встречены. Наконец, к 3-й группе следует отнести виды, главным образом бореальные, произрастание которых предполагается в обоих сравниваемых районах, но которые вследствие своего ничтожного обилия на северном пределе распространения могли быть не учтены в пределах ЛГМ. Среди них могут быть названы *Alopecurus aequalis, Trisetum molle, Carex rhynchophysa, Luzula parviflora, Moehringia lateriflora, Alyssum obovatum* и др.

Значительная часть видов, встреченных в ЛГМ и не отмеченных в СЗАН, находится здесь на пределе своего ареала. Очень вероятно, что в этом районе пролегают западные рубежи ареалов *Draba stenopetala, Saxifraga punctata, Chrysosplenium wrightii.* Здесь же, по-видимому, проходят северные границы многих бореальных видов, таких как *Botrychium lunaria, Lycopodium pungens, Calamagrostis purpurea, Helictotrichon dahuricum, Carex tenuiflora, Salix myrtilloides, Betula middendorffii, Pinguicula villosa, Artemisia leucophylla,* и ряда других. Некоторые стенотопные и реликтовые виды, встреченные в ЛГМ, отсутствуют в СЗАН по причине сильной фрагментированности их ареалов. К числу таких видов относятся *Carex krausei, Salix niphoclada, Betula extremiorientalis, Papaver nivale, Dryas crenulata* и др.

При рассмотрении группы стенотопных и реликтовых видов особое внимание привлекает серия калькареофильных видов, приуроченных исключительно к участкам с выходами известьсодержащих пород. В этой серии насчитывается не менее 30 таксонов. В СЗАН большинство этих видов отмечено только в КФ-5, в верховьях р. Люпвеем. Территория КФ-5 является по существу северо-западной оконечностью Люпвеемского горного массива и с точки зрения геоморфологии и литологии составляет естественную часть этого массива. Соответственно встает вопрос о положении этой территории в системе флористического районирования Анюйского нагорья. Используя формально-статистические признаки флор, можно констатировать следующее.

1. Коэффициенты общности КФ-5 и сопредельных региональных флор не дают прямого указания на принадлежность данной локальной флоры к одному

из региональных типов флор. Об этом свидетельствуют такие показатели: коэффициент общности КФ-5 и РФ СЗАН — 67.1, КФ-5 и РФ ЛГМ — 65.7%.

2. Коэффициент общности КФ-5 и соседних локальных флор (КФ) также не является неоспоримым аргументом в пользу отнесения конкретной флоры к определенному региональному типу. Мы видим это при сопоставлении следующих данных: коэффициент общности КФ-5 и КФ-2 — 68.1, КФ-5 и КФ-3 — 59.0, КФ-5 и КФ «Люпвеем — среднее течение» — 73.6%. Последняя из сравниваемых КФ (см. Заславская, Петровский, 1983) входит в состав РФ ЛГМ и имеет коэффициент общности с этой РФ, равный 64.1, а с РФ СЗАН, равный 65.5%, т. е. степень общности КФ верхнего и среднего течения р. Люпвеем с флорами соседних территорий позволяет отнести обе флоры к любой из 2 региональных флор СЗАН и ЛГМ.

Оперируя другим статистическим показателем (так называемым коэффициентом специфичности), мы обнаруживаем, что по своеобразию обе КФ значительно более близки к РФ ЛГМ. Коэффициент специфичности для КФ-5 в составе РФ СЗАН — 12.5, в составе РФ ЛГМ — 2.4%. Коэффициент специфичности для КФ «Люпвеем — среднее течение» в составе РФ СЗАН — 18.3, в составе РФ ЛГМ — 8.4%. Совершенно очевидно, что коэффициент специфичности КФ-5 и КФ «Люпвеем — среднее течение» в составе РФ СЗАН возрастает за счет довольно многочисленной группы калькареофильных видов, многие из которых обычны в РФ ЛГМ.

Основываясь на реальных фактах присутствия—отсутствия отдельных видов на конкретных территориях, мы получаем, пожалуй, наименее опосредованные (а значит, и наиболее веские) аргументы для отнесения этих территорий к определенному флористическому району, однако в процессе первоначального определения границ того или иного флористического района сравнение формально-статистических показателей, по-видимому, необходимо в порядке ориентировочной операции. Для нас очевидно, что границы флористического района ЛГМ должны быть расширены за счет включения в его состав территории флоры КФ-5, охватывающей верховья р. Люпвеем. Соответственно уменьшаются первоначальная площадь РФ СЗАН и количество видов, учтенных на этой территории. В связи с этим в последней колонке табл. 2 приведены уточненные аналитические данные по региональной флоре СЗАН. Кроме того, уточнены данные, касающиеся РФ ЛГМ; в связи с включением в ее состав КФ-5 добавлено 7 видов (*Luzula parviflora, Arabis septentrionalis, Thlaspi cochleariforme, Potentilla gorodkovii, Artemisia laciniatiformis, Taraxacum petrovskyi, T. jurtzevii*), и теперь в ней насчитывается 440 видов.

Сравнивая 2 региональные флоры на северо-западе Анюйского нагорья, можно констатировать следующее.

1. Северо-западная часть Анюйского нагорья (СЗАН) представляет собой территорию, на которой современная флора сосудистых растений сформировалась в процессе непрерывного контакта флористических комплексов, населявших нагорье и примыкающие к нему районы шельфовой суши. Результатом явилась региональная флора, объединяющая одновременно специфические элементы горных флор охотско-чукотского региона, многие элементы бореальных флор северо-восточной Азии, многочисленные циркумполярные арктические виды и виды, населявшие восточно-сибирский шельф в периоды его осушения.

2. В РФ СЗАН отсутствуют узкоэндемичные, присущие только ей виды. Однако о процессах формообразования в этой региональной флоре свидетельствуют найденные здесь, нигде ранее не отмеченные гибридные таксоны *Leymus interior* × *Roegneria macroura* и *Potentilla stipularis* × *P. arenosa*. Не исключено также, что формирование таких эндемиков, как *Roegneria nepliana, Potentilla anjuica, Taraxacum jurtzevii*, происходило именно на территории СЗАН.

3. Основные отличия РФ СЗАН от соседней РФ ЛГМ связаны с присутствием в составе первой РФ небольшой серии арктических видов, расселение которых,

по-видимому, связано с бывшим шельфом (*Puccinellia borealis, Papaver pulvinatum* и др.), и более многочисленной группы бореальных видов (*Trisetum molle, Carex appendiculata, C. rhynchophysa, Castilleja pallida* и др.).

Другим, менее важным отличием РФ СЗАН является отсутствие в ней большого числа видов калькареофилов (*Puccinellia wrightii, Carex macrogyna, C. membranacea, C. trautvetteriana, Braya purpurascens, Draba macrocarpa, Potentilla subvahliana* и др.) и серии видов, характерных для поднятий, превышающих отметки 800—1000 м (*Papaver nivale, Draba alpina, D. crassifolia, D. stenopetala, D. subcapitata, Saxifraga caespitosa, S. serpyllifolia, Chrysosplenium wrightii, Taraxacum petrovskyi* и др.).

4. Внутренняя дифференциация РФ СЗАН связана прежде всего с географическим положением территории и с геоморфологической спецификой отдельных ее частей. Состав и структура КФ, составляющих РФ СЗАН, иллюстрируют зависимость соотношения разных географических элементов в КФ от характера рельефа и близости территории той или иной КФ к побережью Восточно-Сибирского моря и приморским низменностям.

К настоящему времени флористическая изученность северо-западной части Чукотской флористической провинции позволяет сделать заключение, что наиболее специфическим районом здесь является территория, включающая в себя горные поднятия, образующие водораздел рек, непосредственно впадающих в Восточно-Сибирское море, и рек, составляющих систему притоков р. Колымы. Именно здесь сосредоточен максимум видов, характерных для флор чукотского типа. К северу, западу и югу наблюдаются уменьшение роли чукотских и чукотско-западноамериканских видов и возрастание доли сибирских и восточносибирских. К северу и западу по мере приближения к равнинным территориям наблюдается обеднение локальных флор за счет исчезновения многих горных видов. Однако в полосе низкогорий, располагающейся к северу от водораздела, не обнаружено заметного обеднения флоры. По-видимому, такое обеднение в значительной мере компенсировано сохранением на этой территории большой серии видов «шельфового» комплекса (*Poa arctostepporum, Roegneria alaskana, Carex duriuscula, Gastrolychnis ostenfeldii, Papaver pulvinatum, Draba parvisiliquosa, D. groenlandica, Potentilla anjuica, P. borealis, Eritrichium sericeum, Artemisia arctisibirica* и др.).

Следует упомянуть, что в силу климатических причин в западном и южном направлениях наблюдается последовательная бореализация флоры, что уже неоднократно отмечалось в предшествующих публикациях (Петровский, Плиева, 1986, 1987, 1988; Заславская, Петровский, 1989). Вместе с тем состав и структура РФ СЗАН свидетельствует о несомненной принадлежности этой флоры к анюйской группе тундровых флор Чукотской флористической провинции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заславская Т. М., Петровский В. В. О флоре Люпвеемского горного массива (Анюй ское нагорье) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 162—174. — *Заславская Т. М., Пет ровский В. В.* К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бо журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 168—183. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К фло Колымо-Анадырского водораздела // Бот. журн. Т. 71. № 10. С. 1354—1365. — *Пет ровский В. В., Плиева Т. В.* О флоре восточной части Анюйского хребта (Западна Чукотка) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1448—1459. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре Колымо-Раучуанского водораздела // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1673—1685.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 IV 1991

SUMMARY

The species composition of five concrete floras and also of the regional flora of the north-western part of the Anyuy Upland is presented and discussed. The features of the regional flora numbering 349 species of vascular plants are analysed. The problem of demarcation of floristic regions on the territory investigated is discussed.

УДК 581.1 (571.3)
© 1992

С. Н. Шереметьев, Ю. В. Гамалей, Ц. Шийрэвдамба

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПУСТЫННЫХ, СТЕПНЫХ И ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ МОНГОЛИИ

S. N. SHEREMETIEV, Yu. V. GAMALEY, Ts. SHIYREVDAMBA. THE COMPARATIVE STRUCTURAL-FUNCTIONAL ANALYSIS OF DESERT, STEPPE AND MEADOW PLANTS OF MONGOLIA

На основании опубликованных ранее фактических данных проведен сравнительный анализ водного режима и анатомической структуры пустынных, степных и луговых растений Монголии. На широком градиенте влажности почвы (запасы влаги в слое почвы 0—30 см варьировали от 13 до 120 мм) выявлено закономерное изменение элементов водного режима и анатомической структуры листьев. Установлена зависимость интенсивности транспирации от индексов ксероморфности и суккулентности. Сложность организации водного режима видов оказывает определенное влияние на средние уровни реального водного дефицита, оводненности листьев и осмотического давления клеточного сока. Индекс ксероморфности является одним из определяющих факторов сложности организации водного режима. Эффективность использования почвенной влаги видами зависит от сложности их структурной и функциональной организации. Предложена модель объективной экологической классификации растений.

В ранее опубликованных работах мы подробно останавливались на характеристике сезонной и дневной динамики элементов водного режима растений, рассчитали показатели сложности организации водного режима видов, относительной конкурентоспособности, эффективности использования почвенной влаги (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Шереметьев, 1991а, б; Шереметьев, Цэдэнбалжир, 1991а). Это позволило оценить положение видов в сообществах и показать, за счет каких функциональных или структурных особенностей это положение достигается. Теперь перед нами стоит задача ответить на вопросы более общего плана: 1) какие функциональные или структурные характеристики влияют на определение уровня, возле которого реализуется сезонная или дневная динамика элементов водного режима; 2) как связана сложность организации водного режима с условиями произрастания, подвижностью водного режима, эффективностью использования почвенной влаги растениями; 3) связана ли эффективность использования почвенной влаги со структурными характеристиками видов. Ответы на весь этот комплекс вопросов позволят нам предложить концептуальную (и отчасти количественную) модель объективной экологической классификации растений.

Объектами наблюдений были следующие виды: *Allium polyrrhizum, Anabasis brevifolia, Stipa glareosa* (ковыльково-луково-баглуровое сообщество остепненной пустыни); *Artemisia frigida, Iris dichotoma, Leymus chinensis, Stipa krylovii, Potentilla tanacetifolia, Pulsatilla turczaninovii* (ковыльно-разнотравно-вострецовое сообщество настоящей степи); *Carex duriuscula, Cleistogenes squarrosa, Leymus chinensis, Potentilla bifurca* (змеевково-твердоосочковое сообщество поймы р. Орхон); *Alopecurus arundinaceus, Carex lithophila, C. orthostachys, Elytrigia repens, Iris sibirica, Phalaris arundinacea, Polygonum sibiricum* (злаково-осоковое сообщество поймы р. Орхон); *Agrostis mongholica, Anemone dichotoma, Carex orthostachys, Poa angustifolia, Thalictrum simplex, Vicia cracca* (осоково-разнотравно-злаковое сообщество поймы р. Орхон); *Artemisia laciniata, Bromopsis inermis, Hemerocallis minor, Leymus chinensis, Potentilla anserina, Sanguisorba officinalis* (злаково-богаторазнотравное сообщество поймы р. Орхон).

Из перечисленных видов анатомическая структура была изучена у *Agrostis mongholica, Anabasis brevifolia, Allium polyrrhizum, Alopecurus arundinaceus, Bromopsis inermis, Carex duriuscula, Cleistogenes squarrosa, Elytrigia repens, Iris dichotoma, Leymus chinensis, Polygonum sibiricum, Potentilla tanacetifolia, Pulsatilla turczaninovii, Sanguisorba officinalis, Stipa glareosa, S. krylovii, Vicia cracca.*

Коэффициенты корреляции, приведенные в работе, достоверны на доверительном уровне $P = 0.95$.

Зависимость показателей водного режима от структурных и функциональных характеристик растений

В настоящей работе мы не пользовались какой-либо экологической классификацией растений. Это обстоятельство вызвано тем, что конечной целью нашего исследования, как было уже упомянуто, является создание концептуальной модели объективной версии такой классификации. Поэтому мы усредняли показатели водного режима не по экологическим группам растений (как это обычно делается), а по местообитаниям, в которых произрастали виды. Исследования были проведены на очень широком градиенте влажности почвы (запасы влаги в слое почвы 0—30 см варьировали от 13 до 120 мм), что позволило выяснить, как изменяются средние уровни показателей водного режима на этом градиенте. Несмотря на то что в литературе часто поднимаются вопросы о количественной характеристике тех или иных показателей водного режима в разных условиях произрастания или в разных экологических группах, количественные характеристики зависимостей уровней этих показателей от влажности почвы — ведущего фактора среды в водообмене растений, насколько нам известно, отсутствуют. Мы попытаемся в некоторой степени восполнить этот пробел.

Как показали наши расчеты, средние уровни интенсивности транспирации в каждом местообитании связаны со средним уровнем запаса влаги в почве этого местообитания ($r = 0.899$; рис. 1, *а*):

$$y_1 = 0.325 \exp\{0.004x\},$$

где y_1 — расчетные значения средних уровней интенсивности транспирации, г/г · ч; x — средний запас влаги, мм в слое почвы 0—30 см. Как следует из этой зависимости, средний уровень интенсивности транспирации тем ниже, чем меньше запас влаги в почве. То же самое относится и к другим элементам водного режима. Для реального водного дефицита характерно следующее ($r = —0.949$; рис. 1, *б*):

$$y_2 = 41.5 - 6.170 \ln x,$$

где y_2 — расчетные значения средних уровней реального водного дефицита, %. Из этого следует, что средний уровень водного дефицита тем выше, чем меньше запас влаги в почве экотопа.

Средний уровень осмотического давления клеточного сока в каком-либо местообитании также тесно связан с влажностью почвы ($r = —0.993$; рис. 1, *г*):

$$y_3 = 16.4 + 239.54/x,$$

где y_3 — расчетные значения средних уровней осмотического давления клеточного сока, $\times 10^{-1}$ МПа. Это свидетельствует о том, что средние уровни осмотического давления снижаются по мере увеличения запасов влаги в почве.

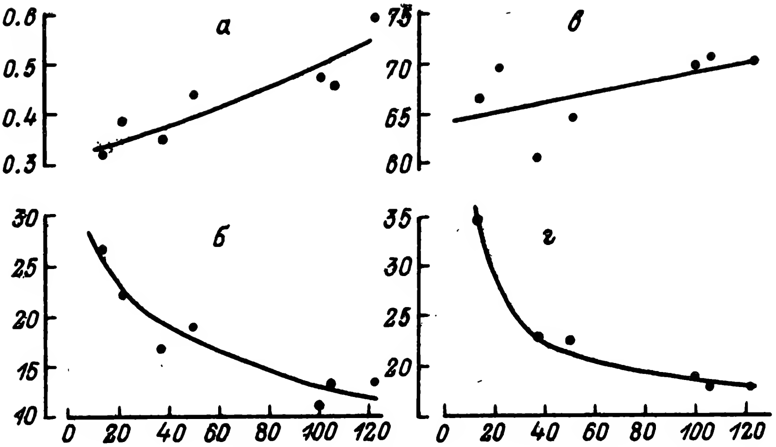


Рис. 1. Зависимость средних уровней показателей водного режима от запасов влаги в почве экотопов.

По оси абсцисс — запас влаги, мм в слое почвы 0—30 см; по оси ординат: *а* — интенсивность транспирации, г/г·ч, *б* — реальный водный дефицит, *в* — содержание воды, %, *г* — осмотическое давление клеточного сока, $\times 10^{-1}$ МПа.

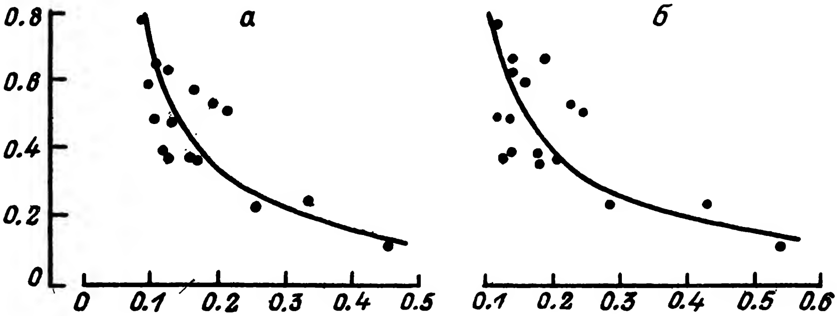


Рис. 2. Зависимость средних значений интенсивности транспирации видов от структурных характеристик их листьев.

По оси абсцисс: *а* — индекс ксероморфности, *б* — индекс суккулентности; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г·ч.

Для содержания воды в листьях растений таких строгих зависимостей не обнаружено (рис. 1, *в*). Это обстоятельство связано, по всей видимости, с тем, что оводненность листьев (или побегов, как у афилльного вида *Anabasis brevifolia*) суккулентов остается практически неизменной в любых условиях произрастания. Исключив эти виды из рассмотрения, отметим, что все остальные проявляют строгую направленность в этом отношении ($r = 0.941$): увеличение влажности почвы сопровождается ростом средних уровней оводненности листьев двудольных и однодольных мезофитов и склерофитов.

Эти факты свидетельствуют о том, что существует тесная зависимость средних уровней показателей водного режима видов от влажности почвы экотопов, где они произрастают. Это можно рассматривать как следствие экотопического отбора, приводящего к преобладанию в каком-либо местообитании видов с определенными функциональными потенциями. С этой точки зрения зависимости, приведенные на рис. 1, являются характеристиками не столько видов, сколько экотопов, в которых эти виды произрастают. Другими словами, в любом наборе видов в сходных экологических условиях должно демонстрироваться такое же функциональное поведение.

Это может быть подтверждено следующими фактами. Средние значения интенсивности транспирации какого-либо вида тесно связаны с его анатомической структурой. Так, индекс ксероморфности (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988) какого-

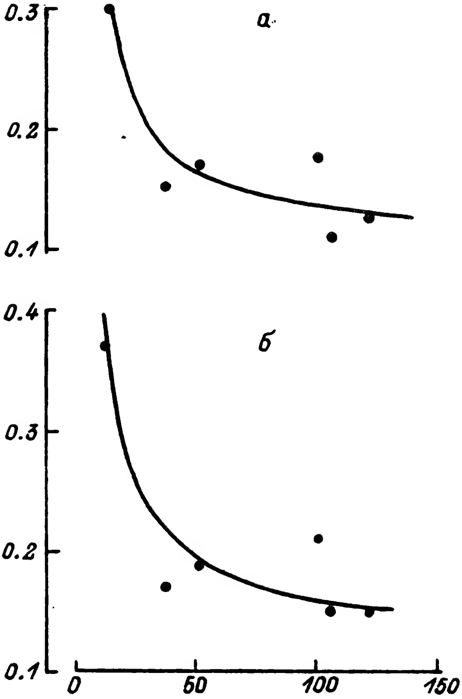


Рис. 3. Зависимость структурных характеристик листьев растений от влажности почвы.

По оси абсцисс — запас влаги, мм в слое почвы 0—30 см; по оси ординат: *а* — индекс ксероморфности, *б* — индекс суккулентности.

либо вида контролирует средние значения скорости испарения воды этим видом (r = —0.896; рис. 2, *а*). Меньшая степень развития ксероморфной структуры предопределяет высокий средний уровень интенсивности транспирации. Напротив, виды с высокими индексами ксероморфности имеют низкие скорости водоотдачи. Индекс ксероморфности представляет собой произведение индексов склероморфности и суккулентности (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). Из этих двух составляющих именно индекс суккулентности является определяющим для реализации того или иного уровня интенсивности транспирации вида (r = —0.880; рис. 2, *б*). Индекс суккулентности — это показатель парциального объема водоносных тканей в листе (или афилльном стебле). Чем больше объем этих водоносных тканей, тем меньше средний уровень интенсивности транспирации, при котором реализуются дневные и сезонные колебания этого показателя.

Вместе с тем запасу влаги в почве экотопа соответствует определенная анатомическая структура листьев видов, которые произрастают в пределах этого экотопа. Так, средние для каждого местообитания величины индексов ксероморфности и суккулентности увеличиваются по мере снижения запасов влаги в почве (коэффициенты корреляции в обоих случаях равны —0.935; рис. 3).

Таким образом, можно с большой долей уверенности предположить, что условия увлажнения экотопа способствуют подбору видов с определенной анатомической структурой, которая контролирует важнейший показатель водного режима растений — интенсивность транспирации.

Другие показатели — реальный водный дефицит, содержание воды и осмотическое давление клеточного сока — связаны со сложностью организации водного режима растений.[1]

---

[1] Сложность организации (или организованность) функциональной системы можно оценивать с помощью тех связей, которые накладывают определенные ограничения на реализацию элементов системы. Это совпадает с точкой зрения В. И. Василевича (1983), который считает, что наиболее целесообразно рассматривать организованность как ограничения, наложенные на варьирование системы, любых ее параметров. Поэтому под организованностью системы водного режима растений мы понимаем ту часть вариации ее элементов, которая обусловлена другими элементами или факторами среды. Чем больше эта часть вариации, тем выше организованность (или сложность организации) водного режима растений. Поэтому для оценки организованности (сложности) водного режима какого-либо вида мы использовали следующее выражение:

$$K_j = \left(\sum_{i=1}^{n} R_i^2 \right) \Big/ n,$$

где K_j — оценка сложности организации водного режима j-го вида в сообществе; R_i^2 — коэффициент множественной детерминации для i-го элемента водного режима этого вида; n — число изученных элементов водного режима.

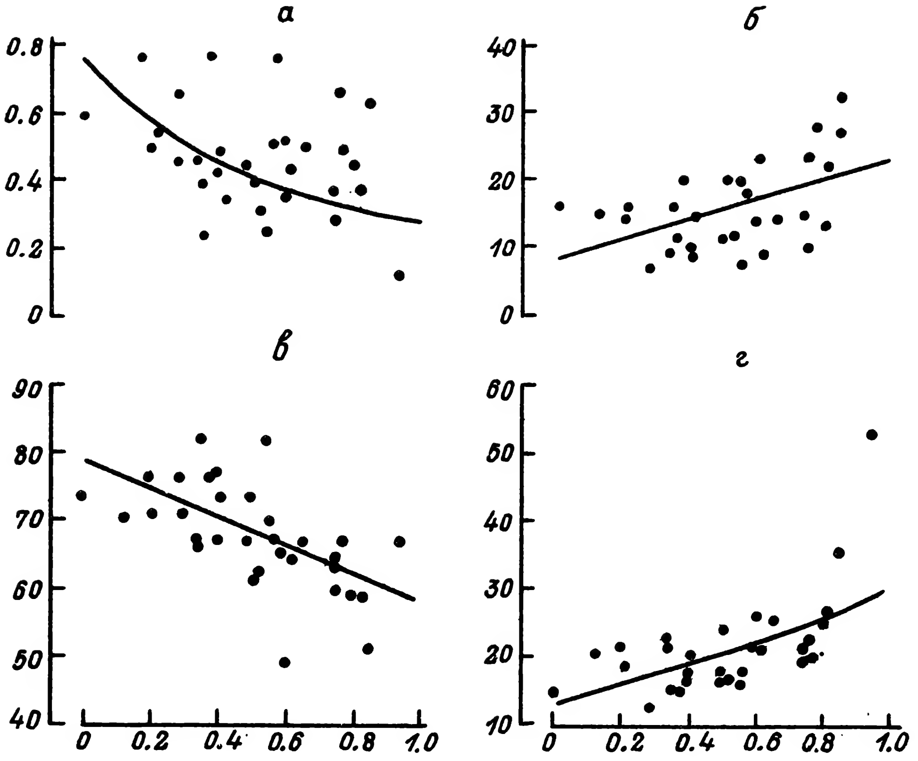


Рис. 4. Связь средних значений элементов водного режима видов с показателями сложности его организации.

По оси абсцисс — показатель сложности организации водного режима; по оси ординат: *а* — интенсивность транспирации, г/г·ч, *б* — реальный водный дефицит, %, *в* — содержание воды, %, *г* — осмотическое давление клеточного сока, $\times 10^{-1}$ МПа.

При этом виды, имеющие наибольшие показатели сложности организации, характеризуются в среднем более высокими значениями реального водного дефицита ($r = 0.506$; рис. 4, *б*) и осмотического давления клеточного сока ($r = 0.636$; рис. 4, *г*). Напротив, содержание воды больше в листьях тех видов, у которых показатель сложности организации водного режима меньше ($r = -0.586$; рис. 4, *в*). Из этого вполне определенно следует, что усиление сложности организации водного режима сопровождается «ухудшением» его показателей. Однако ответим на вопрос: смогли бы виды с высоким содержанием воды (не суккуленты), интенсивной транспирацией, низкими значениями водного дефицита и осмотического давления клеточного сока сохранять доминирующее положение в сообществах по мере аридизации условий произрастания? Очевидно, нет. Выше было показано, что при движении от гумидных местообитаний к аридным все эти показатели у доминирующих видов изменяются именно в сторону ухудшения (рис. 1). Можно предположить, что виды, способные к большей консолидации элементов водного режима, могут с меньшими потерями переносить условия водного стресса, а экстремальные для более влаголюбивых видов значения показателей водообмена являются для них нормой.

В связи с этим возникает вопрос о структурной основе сложности организации водного режима растений. Анализ показал, что зависимость сложности организации от индекса ксероморфности носит отпечаток каких-то иных влияний и не поддается однозначной интерпретации. Вместе с тем можно отметить сравнительно высокую степень согласованности этого показателя с индексом

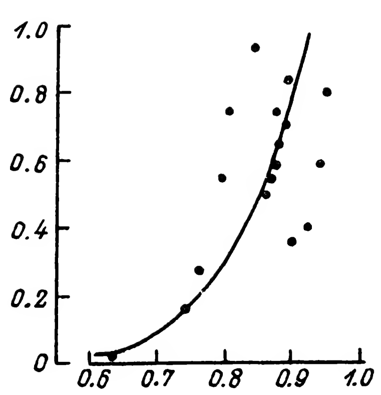


Рис. 5. Зависимость сложности организации водного режима видов от индекса склероморфности.

По оси абсцисс — индекс склероморфности; по оси ординат — показатель сложности организации водного режима.

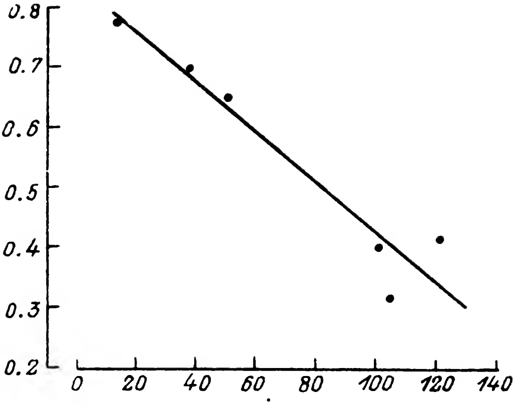


Рис. 6. Зависимость сложности организации водного режима основных видов сообществ от влажности почвы.

По оси абсцисс — запас влаги, мм в слое почвы 0—30 см; по оси ординат — показатель сложности организации водного режима основных видов сообществ.

склероморфности ($r=0.849$; рис. 5). Это означает, что чем выше плотность сложения тканей листа, тем выше сложность организации водного режима видов. Мы воздержимся от прямолинейного объяснения этого факта улучшением контактов между клетками, канализацией путей водного транспорта и т. п. Однако заметим, что осмотическая регуляция водного режима может осуществляться, на наш взгляд, в лучшей степени именно у растений с плотным сложением тканей листа (как у склерофитов, так и у суккулентов). Модель «перетекания растворов под давлением» может полностью реализоваться, по нашему мнению, именно у таких видов. Поэтому нельзя не обратить внимание на то, что со сложностью организации водного режима коррелирует осмотическое давление клеточного сока (рис. 4, *г*). Возможно, этот элемент является системообразующим для всех составляющих водного режима растений.

Связь сложности организации водного режима с условиями произрастания

Сложность организации водного режима основных видов сообщества определяется нами следующим образом (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990):

$$K_c = \left(\sum_{j=1}^{N} K_j \right) \Big/ N,$$

где K_c — показатель сложности организации водного режима основных видов сообщества; K_j — показатель сложности организации водного режима j-го вида в сообществе; N — число обследованных видов.

Сравнение K_c со средними (за период наблюдений в каждом местообитании) значениями факторов среды показало, что эта характеристика функционального состояния растений имеет очень тесную связь с влажностью почвы ($r=-0.954$; рис. 6). При сравнении K_c с другими факторами среды (освещенностью, температурой и дефицитом влажности воздуха) таких зависимостей не выявлено.

Наличие тесной зависимости K_c от количества содержащейся в почве влаги свидетельствует о том, что этот показатель, вероятно, играет существенную роль в процессе приспособления растений к определенным условиям произрастания. В местообитаниях, где влажность почвы не является лимитирующим фактором, показатель сложности организации водного режима основных видов сообщества не превышал 0.42. Это означает, что элементы водного режима видов в этих условиях мало ограничены в своей сезонной динамике внутренними или внешними связями. Зависимость этих элементов от факторов среды ослаблена. Также ослаблены взаимосвязи между различными показателями водного режима. Во многих случаях их сезонная динамика реализуется, по-видимому, случайно возле некоторого конституционного уровня.

В экотопах, где почвенная влага становится лимитирующим фактором, сложность организации водного режима растений увеличивается. Сезонная динамика элементов водного режима существенно ограничивается факторами среды, а также взаимосвязями показателей. В таких условиях прослеживаются четкие зависимости практически каждого из них от внешних или внутренних параметров.

Можно сделать заключение, что усиление водного стресса приводит к увеличению сложности организации водного режима растений. Структурной основой такого усложнения, видимо, может быть развитие склероморфной и суккулентной организации видов по мере аридизации условий произрастания (рис. 2, 5).

Значение усложнения организации функционирования состоит, на наш взгляд, в следующем. Как в любой системе, подверженной каким-либо внешним воздействиям (вносящим деструктивное начало в ее функционирование), усиление связей между ее элементами способствует более целостному реагированию на эти внешние воздействия, так и в системе водного режима растений консолидация элементов этой системы должна способствовать увеличению эффективности функционирования. Системообразующие элементы должны приводить все звенья этой системы к адекватному ответу на воздействия факторов внешней среды, снижая силу воздействия этих факторов с помощью отрицательных обратных связей между элементами.

В связи с изложенным возникают два вопроса: как связана сложность организации водного режима видов с его подвижностью (отрицательные обратные связи должны стабилизировать функционирование); связана ли эффективность использования почвенной влаги растениями со сложностью организации их водного режима?

Сложность организации водного режима видов и его подвижность

Сравнение всех видов по стандартным отклонениям совокупности показателей водного режима за каждый день наблюдений методом морфокинетического синтеза отношений пространственных и функциональных данных (Стефанов, 1974) позволило оценить относительную подвижность водного режима видов. При этом виды, у которых коэффициенты отношений со знаком минус, рассчитанные с помощью этого метода, наибольшие, имеют и наиболее стабильный водный режим.

При сравнении показателей подвижности и сложности организации водного режима для каждого вида обнаружена связь довольно неопределенного характера, которая с трудом поддается интерпретации. Вместе с тем анализ показал, что виды двудольных проявляют эту связь отчетливо. В результате было установлено, что у этих несуккулентных видов (*Anemone dichotoma, Artemisia frigida, A. laciniata, Polygonum sibiricum, Potentilla anserina, P. bifurca, P. tanacetifolia, Pulsatilla turczaninovii, Sanguisorba officinalis, Thalictrum simplex, Vicia cracca*) (в дальнейшем будем называть их двудольные) существует довольно тесная зависимость подвижности водного режима от сложности его организации ($r = 0.776$; рис. 7, *а*). Эта зависимость свидетельствует о том, что у видов с более сложной организацией водного режима его стабильность увеличивается.

Несуккулентные виды (в дальнейшем — однодольные), а также виды двудольных и однодольных суккулентов (далее — суккуленты) (*Agrostis mongholica,*

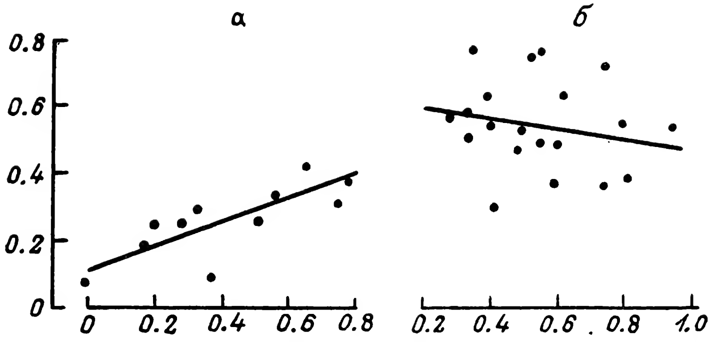


Рис. 7. Зависимость подвижности водного режима видов от сложности его организации.

а — двудольные, *б* — однодольные и суккуленты. По оси абсцисс — показатель сложности организации водного режима видов; по оси ординат — показатель подвижности водного режима (увеличение значений этого показателя соответствует увеличению стабильности).

Alopecurus arundinaceus, Bromopsis inermis, Cleistogenes squarrosa, Elytrigia repens, Leymus chinensis, Phalaris arundinacea, Poa angustifolia, Stipa glareosa, S. krylovii, Carex duriuscula, C. lithophila, C. orthostachys, Allium polyrrhizum, Anabasis brevifolia, Hemerocallis minor, Iris dichotoma, I. sibirica) демонстрируют отсутствие зависимости подвижности водного режима от сложности его организации (рис. 7, *б*).

Итак, мы выявили две группы видов с ярко выраженными различиями в реакции на усложнение организации водного режима. Перед обсуждением этого вопроса сделаем предположение о том, что повышение стабильности водного режима видов способствует сокращению ими потерь воды на испарение. Если это так, то другие различия между этими группами видов нужно искать в этом направлении.

Первая группа видов практически не имеет эффективных структурных приспособлений для ограничения потерь воды на испарение. В этой группе видов можно проследить развитие некоторых ксероморфных черт (высокие индексы ксероморфности, например), однако она заметно уступает в этом отношении однодольным и суккулентам. Практически для всех видов однодольных, водный режим которых мы исследовали, характерно наличие шарнирной ткани. Она выполняет двоякую функцию: в периоды водного стресса способствует скручиванию листьев, в результате чего эффективно сокращается транспирирующая поверхность, а также является резервуаром для запасания воды и в этом отношении аналогична водоносной паренхиме листьев суккулентных растений. Для суккулентов характерно наличие водоносной паренхимы, которая может функционировать как временный резервуар, адсорбирующий воду в ночное время и отдающий ее мезофиллу в течение дня. Резервирование воды во внутренних тканях способствует более прочному ее удержанию и лучшему контролю за ее расходом, особенно у видов, способных к C_4—CAM-фотосинтезу (Гамалей, 1988). Другими словами, однодольные и суккуленты помимо плотного сложения мезофилла имеют и другие эффективные структурные приспособления для ограничения потерь воды на испарение. В более общем плане можно сказать, что несуккулентные виды двудольных достоверно отличаются от однодольных и суккулентов меньшими индексами ксероморфности и суккулентности. Как было показано выше (рис. 2), развитие ксероморфных черт в значительной степени способствует ограничению интенсивности транспирации.

Таким образом, видно, что, кроме функциональных различий, исследуемые группы видов имеют существенные различия в развитии структурных приспособлений, ограничивающих потери воды на испарение.

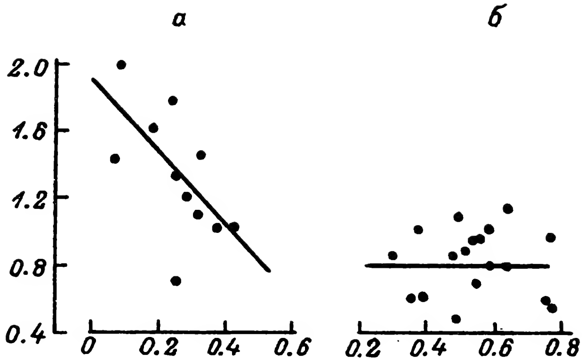


Рис. 8. Зависимость эффективности использования почвенной влаги от подвижности водного режима видов.

а — двудольные, *б* — однодольные и суккуленты. По оси абсцисс — показатель подвижности водного режима; по оси ординат — эффективность использования почвенной влаги.

Рассмотрим вопрос о том, какое значение для растений имеет повышение стабильности их функционирования. Анализ показал, что виды двудольных, обладающие более стабильными характеристиками водного режима, эффективнее используют почвенную влагу ($r = -0.613$; рис. 8, *а*) (под эффективностью использования почвенной влаги мы понимаем отношение процента от общего расхода воды растениями какого-либо вида к проценту участия данного вида в сообществе) (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990). Иначе говоря, чем выше стабильность водного режима у видов двудольных, тем меньше у них потери воды на испарение. Напротив, эффективность использования почвенной влаги однодольными и суккулентами никак не связана со стабильностью их водного режима (рис. 8, *б*). Здесь, впрочем, нужно отметить, что стабильность водного режима у растений второй группы значительно выше, чем у двудольных (рис. 7). Эта высокая стабильность, как свидетельствуют изложенные выше факты, поддерживается не только функциональными, но и структурными средствами. Высокая стабильность водного режима у видов этой группы связана и с большей эффективностью использования ими почвенной влаги, чем у видов двудольных (рис. 8; напомним, что чем ниже значение этого показателя, тем выше эффективность, поскольку на поддержание 1% живой надземной фитомассы вида в сообществе затрачивается меньшее количество почвенной влаги). В заключение отметим, что виды двудольных, не имеющие значительных структурных приспособлений к аридизации условий произрастания, восполняют этот недостаток функциональными средствами, что в определенной степени повышает эффективность использования ими почвенной влаги. Однодольные и суккуленты более оснащены структурными приспособлениями, которые позволяют им оптимально функционировать в условиях водного стресса.

Сложность организации водного режима и эффективность использования почвенной влаги растениями

Понятие «сложность организации водного режима растений» оказалось очень полезным для выявления и объяснения целого ряда важных зависимостей и фактов. Анализ показал, что существует еще одна интересная связь — зависимость эффективности использования почвенной влаги злаками, осоками и суккулентами от сложности организации их водного режима ($r = -0.671$; рис. 9, *б*). В предыдущем разделе было показано, что стабильность водного режима однодольных и суккулентов не связана со сложностью организации водного режима, а эффективность использования почвенной влаги этими видами не зависит от

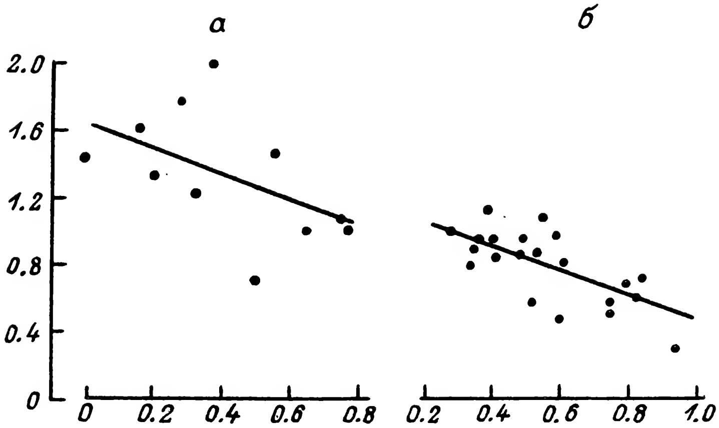


Рис. 9. Связь эффективности использования почвенной влаги со сложностью организации водного режима видов.

а — двудольные, *б* — однодольные и суккуленты. По оси абсцисс — показатель сложности организации водного режима; по оси ординат — показатель эффективности использования почвенной влаги.

стабильности функционирования. Высокая стабильность и эффективность водообмена, на наш взгляд, были справедливо отнесены на счет структурных приспособлений. Теперь мы видим, что усложнение функциональной организации также способствует оптимизации водообмена у этих видов. У растений этой группы структурные преимущества усилены функциональными, в результате чего почвенная влага используется ими наиболее эффективно.

Вместе с тем у видов двудольных отсутствует статистически достоверная связь между эффективностью и сложностью организации водообмена (рис. 9, *а*). Это обстоятельство можно объяснить тем, что подобная связь у данной группы видов реализуется опосредованно, через стабилизацию водного режима (рис. 7, *а*; 8, *а*).

Если рассмотреть зависимость средних значений эффективности использования почвенной влаги в каждом сообществе от сложности организации водного режима основных видов этих сообществ, то окажется, что корреляция между данными показателями очень высокая ($r = -0.962$; рис. 10, *а*). Это отражает тот факт, что в сообществах, где преобладают виды с высокими значениями сложности организации водного режима, эффективность использования почвенной

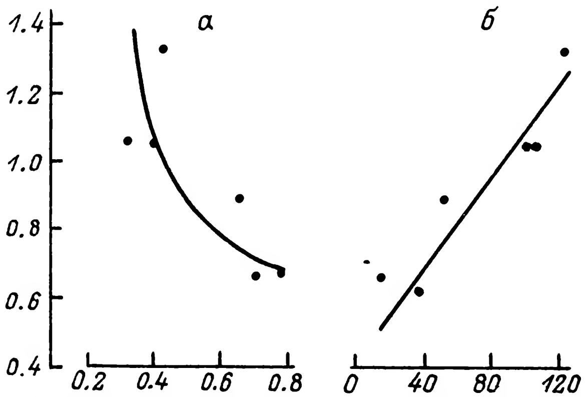


Рис. 10. Зависимость эффективности использования почвенной влаги от сложности организации водного режима основных видов сообществ и запасов влаги в почве.

По оси абсцисс: *а* — показатель сложности организации водного режима основных видов сообществ, *б* — запас влаги, мм в слое почвы 0—30 см; по оси ординат — показатель эффективности использования почвенной влаги.

влаги выше. Поскольку известно, что сложность организации водного режима возрастает с понижением градиента влажности почвы (рис. 6), логично предположить, что по мере аридизации условий произрастания преимущество будут иметь виды с высокой эффективностью использования почвенной влаги. Действительно, такая зависимость существует ($r = -0.958$; рис. 10, *б*). В ней отражаются в обобщенном виде как структурные, так и функциональные аспекты приспособления растений к недостатку влаги в почве экотопов и, как следствие этого, их более эффективное функционирование. Все эти факты заставляют сделать предположение, что экотопический отбор происходит в направлении усложнения структурной и функциональной организации видов по мере аридизации условий произрастания. В результате этого растения приобретают свойства, оптимально соответствующие этим условиям. При таком предположении требуется рассмотреть вопрос о том, существует ли связь между эффективностью использования видами почвенной влаги и степенью их ксероморфности.

Эффективность использования почвенной влаги растениями в связи со степенью их ксероморфности

Параллельное (или взаимное) усложнение структурной и функциональной организации растений в связи с ухудшением почвенного водоснабжения может быть подтверждено следующим фактом. Средние индексы ксероморфности, подсчитанные для групп видов — двудольных мезофитов, однодольных мезофитов, двудольных склерофитов, однодольных склерофитов (отдельно осок) и суккулентов, находятся в тесной связи со средними показателями эффективности использования этими видами почвенной влаги ($r = -0.878$).

При прямом сравнении эффективности использования почвенной влаги видами и их индексов ксероморфности также выявлено наличие такой связи ($r = -0.871$; рис. 11). Из этого следует, что виды с высокой степенью ксероморфности более эффективно используют почвенную влагу. Этот вывод можно значительно усилить, если вовлечь в анализ сложность организации водного режима видов. Можно показать, что увеличение степени ксероморфности (а точнее, слагающих этот показатель индексов суккулентности и склероморфности) и соответственно сложности организации водного режима видов в значительной степени способствует более эффективному использованию ими почвенной влаги ($R^2 = 0.661$).

В результате мы показали, что увеличение эффективности использования почвенной влаги изученными нами видами достигается как структурными, так и функциональными средствами. При этом была выявлена следующая закономерность. Эффективность использования почвенной влаги разными группами видов увеличивается в следующем порядке: двудольные мезофиты и склерофиты → однодольные суккуленты → однодольные мезофиты и склерофиты (злаки, осоки) → суккуленты с коронарным синдромом (рис. 12). Более высокая эффективность использования почвенной влаги наблюдается в третьей группе видов по сравнению с первой. Это наводит на мысль, что преобладание в степях злаков связано с более сложной организацией водного режима у этих видов, усилением ксероморфных черт их анатомической структуры и более эффективным функционированием.

Таким образом, все изложенные выше факты подводят нас к окончательному выводу, который может быть сформулирован следующим образом. Изменение условий произрастания в сторону аридизации стимулирует подбор видов в сообществах с более сложной организацией водного режима, высокой степенью ксероморфности. Эти свойства растений позволяют им преодолевать водный стресс с минимальными потерями за счет более эффективного использования почвенной влаги.

Согласно приведенным данным, мы считаем, что основу объективной экологической классификации растений должны составлять два признака — степень

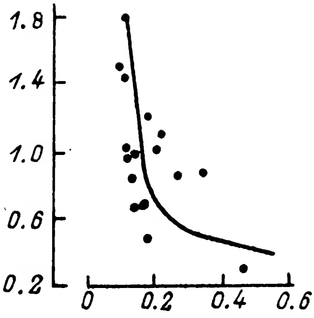


Рис. 11. Зависимость эффективности использования почвенной влаги видами от степени их ксероморфности.

По оси абсцисс — индекс ксероморфности; по оси ординат — эффективность использования почвенной влаги.

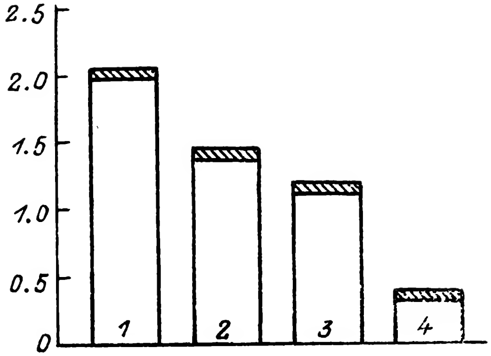


Рис. 12. Эффективность использования почвенной влаги разными группами видов.

1 — двудольные мезофиты и склерофиты, *2* — однодольные суккуленты, *3* — однодольные мезофиты и склерофиты, *4* — суккуленты с коронарным синдромом. Заштрихованные части столбиков — доверительные интервалы. По оси ординат — эффективность использования почвенной влаги.

ксероморфности видов и эффективность использования ими почвенной влаги. Следует отметить, что предлагается лишь концептуальная модель классификации, а не ее окончательный вариант. Она, конечно, должна изменяться и уточняться по мере накопления новых фактических данных. Однако представляется справедливым именно такой подход, позволяющий объективно оценить экологическую принадлежность видов.

Предлагается следующая примерная разбивка интервалов на оси абсцисс: мезофиты — индекс ксероморфности до 0.1; склерофиты — 0.11—0.25; хилофиты (т. е. суккуленты) — 0.26—0.35; стефанохилофиты (т. е. суккуленты с коронарным синдромом) — 0.36 и выше (рис. 13) (названия последних двух групп предложены Р. В. Камелиным). На оси ординат предлагается сделать такие интервалы: 1) виды, очень эффективно использующие почвенную влагу, — индекс эффективности до 0.5; 2) виды, эффективно использующие почвенную влагу, — 0.51—1.0; 3) виды, малоэффективно использующие почвенную влагу, — 1.01—1.51; 4) виды, не эффективно использующие почвенную влагу, — 1.51 и выше (рис. 13). Названия интервалов и их пределы могут быть изменены и уточнены в процессе дискуссии по этому вопросу. Например, по-видимому, имеет смысл сделать две шкалы ксероморфности — раздельно для двудольных и для однодольных. Мы считаем, что можно привести предварительный комментарий к этой классификационной таблице. Так, большая группа изученных нами видов попадает в число склерофитов, эффективно использующих влагу (*Agrostis mongholica, Bromopsis inermis, Cleistogenes squarrosa, Elytrigia repens, Leymus chinensis, Stipa glareosa, S. krylovii*). К группе склерофитов, малоэффективно использующих влагу, мы относим *Alopecurus arundinaceus, Potentilla tanacetifolia, Pulsatilla turczaninovii, Vicia cracca.* Склерофитом, не эффективно использующим влагу, по нашему мнению, является *Polygonum sibiricum. Sanguisorba officinalis* попадает в число мезофитов, не эффективно использующих влагу. *Allium polyrrhizum* и *Iris dichotoma* могут быть названы хилофитами, эффективно использующими влагу. Наконец, *Anabasis brevifolia* является стефанохилофитом, очень эффективно использующим почвенную влагу.

Следовательно, знание двух количественных характеристик вида позволяет более объективно отнести его к той или иной экологической группе. Помимо этого представленная классификационная таблица может дать дополнительную количественную информацию об экологическом сходстве видов, степени их

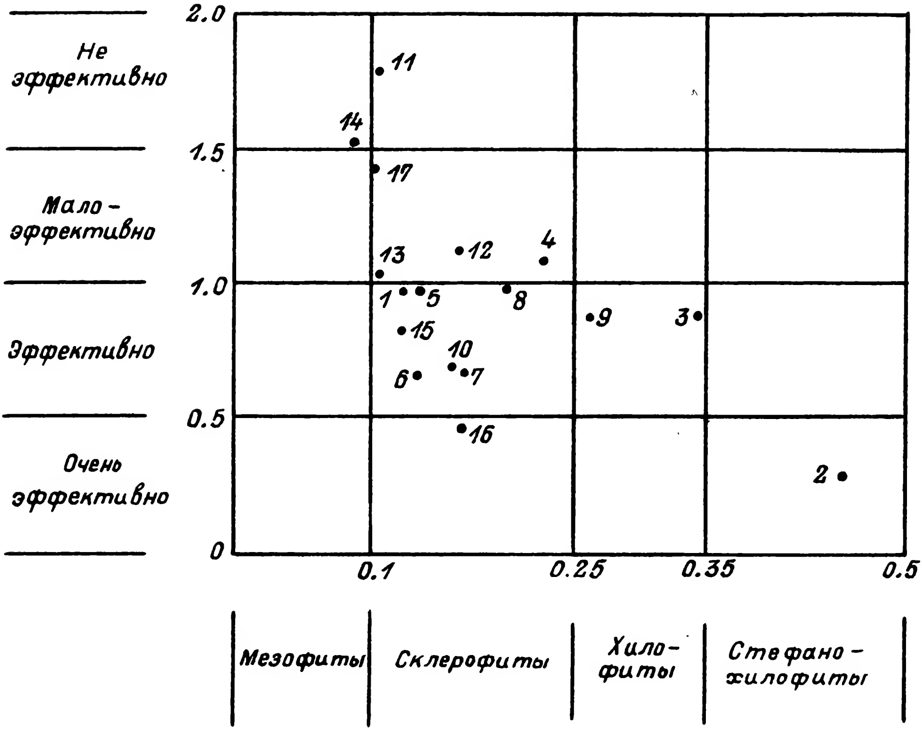


Рис. 13. Экологическая классификация растений (объяснения в тексте).

1 — Agrostis mongholica; 2 — Anabasis brevifolia; 3 — Allium polyrrhizum; 4 — Alopecurus arundinaceus; 5 — Bromopsis inermis; 6 — Carex duriuscula; 7 — Cleistogenes squarrosa; 8 — Elytrigia repens; 9 — Iris dichotoma; 10 — Leymus chinensis; 11 — Polygonum sibiricum; 12 — Potentilla tanacetifolia; 13 — Pulsatilla turczaninovii; 14 — Sanguisorba officinalis; 15 — Stipa glareosa; 16 — S. krylovii; 17 — Vicia cracca.

эвритопности, экологической однородности сообщества (по степени экологического сходства видов).

Для расчета экологического сходства (расстояния) между 2 какими-либо видами можно использовать простую формулу:

$$d_{12} = \sqrt{(x_2 - x_1)^2 + (y_2 - y_1)^2},$$

где d_{12} — оценка экологического сходства 2 видов (расстояния между ними); x_1, x_2 и y_1, y_2 — индексы ксероморфности и эффективности для 1-го и 2-го видов соответственно.

Для примера возьмем виды, произрастающие в злаково-осоковом сообществе поймы р. Орхон: *Alopecurus arundinaceus* (индекс ксероморфности 0.218; индекс эффективности 1.10), *Elytrigia repens* (0.200; 0.98) и *Polygonum sibiricum* (0.106; 1.79). Экологическое расстояние между первыми 2 видами равно 0.121. Такие расстояния между 1-м и 3-м, 2-м и 3-м видами равны соответственно 0.699 и 0.815. Эти расстояния увеличиваются за счет индексов как ксероморфности, так и эффективности. При этом нужно отметить, что вследствие увеличения экологических расстояний между *Alopecurus arundinaceus* и *Elytrigia repens*, с одной стороны, и *Polygonum sibiricum* — с другой первые 2 вида будут доминантами этого сообщества, а *Polygonum sibiricum* займет явно подчиненное положение. Оценка экологического расстояния между видами, вероятно, может служить мерой напряженности потенциальных конкурентных отношений между ними. Так, можно предположить, что конкурентные отношения между *Alopecurus arundinaceus* и *Elytrigia repens* могут быть более напряженными (в силу экологического сходства видов), чем между каким-либо из этих видов и *Polygonum sibiricum*. Таким образом, по нашему мнению, можно найти экологическое расстояние между доминантами разных сообществ, что должно помочь оценить сходство или различие этих сообществ.

Если для ряда видов из различных частей их ареалов имеются индексы ксероморфности и эффективности, то по площади, занимаемой этими индексами в классификационной схеме, можно получить количественную информацию о степени эвритопности вида. Бóльшая площадь будет свидетельствовать и о большей степени эвритопности.

Если исследованы основные виды нескольких сообществ, то по площади, занимаемой индексами видов каждого сообщества, можно судить о его экологической однородности. Если площадь, занимаемая индексами, невелика, то можно предположить, что виды, доминирующие в данном сообществе, экологически близки друг другу и не испытывают сильного давления со стороны факторов среды. Напротив, если индексы видов занимают бóльшую площадь, то это может свидетельствовать о большей дифференциации экониш и, следовательно, о лимитирующем воздействии внешних условий. Точно так же можно проследить за развитием какого-либо сообщества во времени.

Таким образом, предлагаемая модель классификации не только будет использована для экологической типизации видов, но и позволит получить дополнительную информацию о растениях. Очевидно, что эта информация не исчерпывается приведенными примерами и может возрастать по мере накопления фактических данных.

В заключение остановимся на обсуждении еще одного вопроса, имеющего непосредственное отношение к теме нашей работы. Одно время среди экологов был распространен взгляд на ксерофиты как на растения, все структурные приспособления которых направлены на ограничение транспирации с поверхности их листьев (Volkens, 1887; Schimper, 1898; Варминг, 1901; и др.). По свидетельству Н. А. Максимова (1926, 1931), на Западе (особенно в Германии) господствовало мнение, что ксерофиты — это растения с транспирацией пониженной интенсивности. В противоположность этому Максимов (1916, 1926, 1931, 1944, 1952) на основании своих и проведенных его сотрудниками опытов пришел к выводу, что ксерофиты транспирируют так же, как мезофиты, или более интенсивно. Однако внимательное изучение работ этого автора показало, что все опыты он проводил на растениях, извлеченных из естественной среды их обитания. Более того, опыты проводились таким образом, чтобы растения не испытывали недостатка влаги ни перед опытом, ни во время его проведения. Это означает, что Максимов получал данные не об интенсивности транспирации в естественных условиях, а о том, как интенсивно растения могут испарять воду при оптимальном или близком к нему водоснабжении, т. е. о потенциальной интенсивности транспирации в отсутствие водного стресса. При этом он делал вывод, что все структурные приспособления ксерофитов (опушение листьев, толстая кутикула, восковой налет, погруженные устьица и т. п.) не являются препятствием для испаряемой растениями влаги (Максимов, 1931). Для подтверждения этого приводилось образное сравнение: толстая кутикула или восковой налет так же мало защищают от потерь воды, как самая лучшая теплоизоляция стен от потерь тепла зимой при открытых настежь окнах. Не вдаваясь здесь в детальное обсуждение этого вопроса, заметим, что все эти приспособления, по-видимому, уменьшают возможность перегрева листьев и тем самым косвенно могут способствовать предотвращению чрезмерного испарения воды с их поверхности.

Очевидно, что опыты Максимова не могут служить опровержением «транспирационного критерия» Шимпера, несмотря на то что этот критерий во многом был основан на заключениях, которые следовали большей частью из изучения структурных особенностей листового аппарата растений из сухих местообитаний. Действительно, интенсивность транспирации этих растений отнюдь не находится на постоянно низком уровне, а, как правило, связана со степенью увлажнения почвы. Чем выше влажность почвы, тем выше интенсивность транспирации. Можно даже быть уверенным в том, что оптимальное водоснабжение этих растений (при исключении конкуренции) вызовет резкое повышение скорости испарения воды, что и было показано в опытах Максимова. Однако в естественных экологических условиях с имманентными им условиями водного стресса ограничение потерь воды на испарение связано не только с доминированием, но и с сохранением растения в этой обстановке как вида. Из большого статистического материала, включающего в себя тысячи наблюдений, следует, что чем ниже в среднем влажность почвы экотопа, тем менее интенсивно транспирируют виды, произрастающие в его пределах (рис. 1, *а*). Таким же образом усиление аридности сопровождается увеличением эффективности использования растениями почвенной влаги (рис. 10, *б*).

В заключение мы можем сделать общий вывод о том, что при движении от гумидных местообитаний к аридным преимущество имеют те виды, структурно-функциональные свойства которых обеспечивают им наиболее эффективное (экономное) использование почвенной влаги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Варминг Е. Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ. М., 1901. 538 с. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Гамалей Ю. В.* Признаки ксероморфизма // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л.: Наука, 1988. С. 67—84. — *Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц.* Структурные типы пустынных растений // Там же. С. 45—66. — *Максимов Н. А.* Опыт сравнительного изучения испарения у ксерофитов и мезофитов // Журн. Русск. бот. о-ва. 1916. Т. 1. № 1-2. С. 56—75. — *Максимов Н. А.* Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л.: Тип. «Коминтерн» Госиздата, 1926. 436 с. — *Максимов Н. А.* Физиологическое значение ксероморфной структуры // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1931. Т. 25. Вып. 3. С. 152—162. — *Максимов Н. А.* Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней (4-е Тимирязевское чтение). М.: Изд-во АН СССР, 1944. 48 с. — *Максимов Н. А.* Засухоустойчивость растений с физиологической точки зрения // Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 110—120. — *Стефанов С. Б.* Морфокинетический синтез отношений пространственных и функциональных данных // Биофизика. 1974. Т. 19. № 5. С. 884—887. — *Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л.* Экология степных растений Монголии. Л.: БИН АН СССР, 1990. 110 с. — *Шереметьев С. Н.* Экология водного режима растений поймы р. Орхон (Монголия). Твердоосочково-змеевковое сообщество. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991а. № 2584-В91. 25 с. — *Шереметьев С. Н.* Экология водного режима растений поймы р. Орхон (Монголия). Злаково-осоковое сообщество. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991б. № 2587-В91. 27 с. — *Шереметьев С. Н., Цэдэнбалжир Д.* Экология водного режима растений поймы р. Орхон (Монголия). Осоково-разнотравно-злаковое сообщество. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1991б. № 2586-В91. 27 с. — *Schimper A. F. W.* Pflanzen-Geographie auf Physiologischer Grundlage. Jena, 1898. 876 S. — *Volkens G.* Die Flora der Aegyptisch-Arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin, 1887. 156 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт ботаники АН Монголии
Улан-Батор

Получено 19 IX 1990

SUMMARY

The comparative analysis of water regime and anatomical structure of desert, steppe and meadow plants of Mongolia has been done on the basis of data published earlier. The regular change of water regime elements and leaf anatomical structure have been revealed with the help of the extensive gradient of soil moisture (the water reserve in soil layer of 0—30 cm varied from 13 up to 120 mm). The relation between the intensity of transpiration and indices of xeromorphy and succulence has been stated. The water regime organization complexity in species influences the average levels of real water deficit, water content in leaves and osmotic pressure of cell sap. One of the determining factors of water regime organization complexity is the index of xeromorphy. The effectiveness of soil moisture utilization by species depends upon the complexity of their structural and functional organization. The model of objective ecological classification of plants is proposed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 561.581.9(571.651)
© 1992

Л. Б. Головнева, А. Б. Герман

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СОСТАВЕ И ВОЗРАСТЕ ФЛОРЫ КОРЯКСКОЙ СВИТЫ (КОРЯКСКОЕ НАГОРЬЕ, СЕВЕРО-ВОСТОК РОССИИ)

L. B. GOLOVNEVA, A. B. HERMAN. NEW DATA ON COMPOSITION AND AGE OF FLORA OF THE KORYAK FORMATION (THE NORTH-EASTERN PART OF RUSSIA)

На основе новых сборов ископаемых растений проведена ревизия систематического состава флоры корякской свиты. В результате корреляции флороносных отложений с морскими сделан вывод о ее позднемаастрихтском возрасте. Приведены фотографии наиболее характерных растений корякской флоры. Описано 4 новых вида.

На северо-востоке Корякского нагорья (Чукотский автономный округ) широко распространены континентальные отложения конца мела—начала палеогена, содержащие многочисленные остатки ископаемых растений. Флора корякской свиты представляет значительный интерес благодаря своему стратиграфическому положению и богатому видовому составу. Эта флора известна давно и постоянно учитывается в различных флорогенетических построениях и стратиграфических схемах, но до сих пор изучена очень слабо. Наиболее подробные сведения о корякской флоре содержатся в работе Н. Д. Василевской и Л. Н. Абрамовой (1974). В их статье приводится список из 30 видов. Возраст флоры на основании фаунистических находок из подстилающих слоев и стратиграфического положения флороносных отложений определен как маастрихтский и, возможно, позднекампанский. Однако по своему видовому составу с обилием *Corylus, Trochodendroides, Metasequoia, Onoclea, Platanus raynoldsii* Newb. корякская флора более близка к датским и палеоценовым флорам Восточной Азии и Северной Америки. Поэтому В. А. Вахрамеев и М. А. Ахметьев (1977) считают возраст корякской флоры датским.

Развитие флоры и точная датировка событий вблизи границы мела и палеогена представляют особый интерес, поскольку к этому рубежу приурочен крупный экологический кризис в истории Земли. Поэтому нами была предпринята попытка нового изучения корякской флоры.

Наиболее полные разрезы корякской свиты известны в районе бухты Угольной и р. Алькатваам (где описан стратотип свиты) и в районе лагуны Амаам, в бассейнах рек Эмима и Ильнайваам (рис. 1). Остатки ископаемых растений найдены в основном в районе лагуны Амаам, а из бухты Угольной известны только единичные находки. Разрез отложений корякской свиты в бассейнах рек Эмима и Ильнайваам описан в работах В. И. Волобуевой и Г. П. Тереховой (1974), В. И. Волобуевой и Л. И. Красного (1979). Флористические остатки происходят из верхней подсвиты корякской свиты. Нижнюю и среднюю подсвиты слагают морские породы, содержащие богатую фауну моллюсков кампана—раннего маастрихта. Из среднекорякской подсвиты на левобережье р. Эмимы, в 80—90 м (по мощности) ниже кровли подсвиты, нами были найдены *Patagiosites alaskensis* Jones, *Inoceramus pilvoensis* Sok. и *Inoceramus* sp. раннемаастрихтского возраста (определения В. П. Похиалайнена).

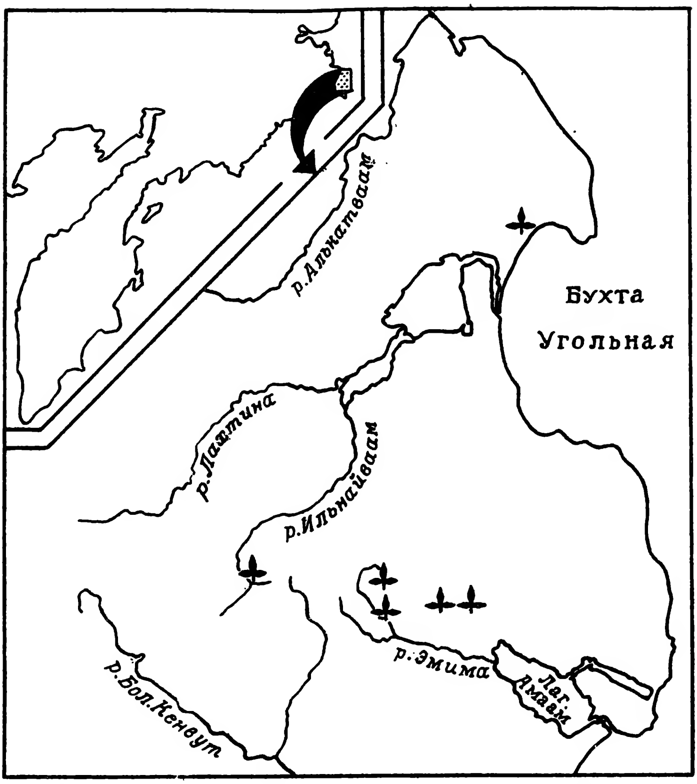


Рис. 1. Схема расположения основных местонахождений корякской флоры.

Континентальные слои с флорой имеют мощность от 30 до 200 м и представлены песчаниками, алевролитами, аргиллитами с редкими прослоями конгломератов, с линзами и прослоями углей и углистых сланцев. Корякская свита с размывом перекрывается конгломератами основания амаамской свиты. В ее низах обнаружены остатки моллюсков и фораминифер датско-палеоценового возраста (Терехова, Дундо, 1987). Летом 1987 г. нами была собрана коллекция ископаемых растений в бассейне р. Эмима, а в 1990 г. А. Б. Германом — на р. Ильнайваам. Эти коллекции хранятся в Геологическом институте РАН под № 4818. Кроме того, в наше распоряжение была передана часть коллекции, изучавшаяся Н. Д. Василевской и Л. Н. Абрамовой. В настоящее время она хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН под № 1199.

В результате изучения новых коллекций и просмотра старого материала в составе корякской флоры установлено 29 видов: *Equisetum arcticum* Heer, *Asplenium dicksonianum* Heer, *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, *Onoclea hesperia* R. W. Brown, *Pseudolarix arctica* Krysht., *Pityophyllum* sp., *Pityospermum* sp., *Elatocladus talensis* Golovn. sp. nov., *Taxites olrikii* Heer, *Sequoia* sp., *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Glyptostrobus nordenskioldii* (Heer) R. W. Brown, *Microconium beringianum* Golovn., *Trochodendroides bidentata* Vassilevsk. et Golovn., *T. arctica* (Heer) Berry, *T. emimensis* Golovn. sp. nov., *T. lamutensis* Golovn., *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinsk., *Platanus raynoldsii* Newb., *Corylus beringiana* (Krysht.) Golovn., *Cissites volobuevae* Herman sp. nov., *Pterospermites platanoides* Golovn., *Liriophyllum aeternum* Golovn., *Celastrinites septentrionalis* (Krysht.) Golovn., *Araucarites conophyllus* Golovn., *Rarytkinia* aff. *terechovae* Vassilevsk. et Golovn., *Nyssa tshucotica* Golovn. sp. nov., *Carpolites biloculatus* Golovn., *Haemanthophyllum cordatum* Golovn.

Доминанты и характерные растения корякской флоры представлены на табл. I—V.

В состав корякской флоры входят хвощи (1 вид), папоротники (2), гинкговые (1), хвойные (10) и покрытосеменные (15 видов).

Хвощи представлены единственным видом *Equisetum arcticum*. Папоротники также бедны: *Onoclea hesperia* является характерным компонентом флоры, но не бывает обильной в местонахождениях, а *Asplenium dicksonianum* найден в виде единственного обрывка. Остатки листьев *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* тоже встречаются нечасто.

Хвойные, хотя довольно разнообразны в систематическом отношении, редко бывают доминантами в местонахождениях. Наиболее обильны остатки таксодиевых (*Metasequoia occidentalis*) и кипарисовых (*Microconium beringianum*). Находки остальных хвойных немногочисленны или единичны. Сем. *Pinaceae* представлено отпечатками крылатых семян и хвоинок, которые формально определены как *Pityophyllum* sp. и *Pityospermum* sp. Кроме этого, встречаются семенные чешуи рода *Pseudolarix*. По-видимому, представители сем. *Pinaceae* росли в зоне, которая была значительно удалена от места захоронения растительных остатков. К *Araucarites conophyllus* отнесены побеги с чешуевидными, спирально расположенными листьями, близкими по морфологии к побегам *Araucarites* из цагаянской флоры и верхнемеловых отложений р. Вилюй. *Elatocladus talensis* имеет побеги с крупными густыми, линейными, спирально расположенными листьями и не может быть связан с каким-либо современным родом или семейством. Остатки *Sequoia* из корякской свиты характеризуются необычной морфологией побегов с широкими, утолщенными низбегающими листьями и, вероятно, представляют собой новый вид. К сожалению, кутикула на образцах отсутствует.

Бóльшую часть покрытосеменных составляют древесные двудольные. Однодольные представлены околоводными травами *Haemanthophyllum cordatum* и неопределимыми остатками листьев злаков или осок. Из древесных двудольных наиболее многочисленны и являются доминантами во многих местонахождениях *Corylus beringiana* и несколько видов *Trochodendroides*. Среди последних преобладают *T. bidentata*. Характерными видами для корякской флоры являются также *Platanus raynoldsii, Cissites volobuevae, Pterospermites platanoides, Celastrinites septentrionalis, Rarytkinia* aff. *terechovae*. Эти виды не так обильны, как доминанты, но встречаются во многих местонахождениях. Находки других растений единичны.

В целом корякская флора является довольно крупнолистной. Это впечатление создается в основном за счет крупнолистности доминирующих видов *Trochodendroides bidentata, Corylus beringiana, Platanus raynoldsii, Rarytkinia*, листовые пластинки которых достигают в среднем 13—17, а у платанов — до 20—25 см дл. Довольно крупные размеры имеют также листья *Pterospermites* и *Liriophyllum*. У остальных представителей корякской флоры листья средних и мелких размеров.

Большинство древесных двудольных отличается высоким полиморфизмом листьев. Нередко он достигает такой степени, что крайние формы морфологических рядов могут быть легко приняты за различные виды и даже роды.

Из флороносного слоя верхнекорякской подсвиты на р. Ильнайваам Г. М. Братцевой был изучен спорово-пыльцевой комплекс (по нашим сборам), оказавшийся, к сожалению, чрезвычайно бедным: ею обнаружено небольшое количество спор папоротников сем. *Polypodiaceae* и пыльцы хвойных сем. *Taxodiaceae* (возможно, *Metasequoia*), а также фрагменты пыльцевых зерен сем. *Pinaceae*.

Наиболее близким по составу к корякской флоре является рарыткинский флористический комплекс из верхней половины рарыткинской свиты, распространенной в северной части Корякского нагорья (Головнева, 1990). В составе рарыткинской флоры встречаются все виды корякской, за исключением *Cissites* *volobuevae.* Рарыткинский комплекс значительно богаче по составу (63 вида) и подразделяется на два подкомплекса. Корякская флора соответствует раннерарыткинскому подкомплексу, хотя в ней присутствуют некоторые виды, в рарыткинской свите приуроченные уже к позднерарыткинскому подкомплексу: *Trochodendroides bidentata, T. lamutensis, Pterospermites platanoides.* Основные различия корякского и рарыткинского флористических комплексов сводятся к некоторым вариациям различных видов по частоте встречаемости, что объясняется, скорее всего, условиями произрастания и захоронения этих флор. Рарыткинский комплекс приурочен к угленосным отложениям обширной приморской равнины и обогащен видами, связанными по своей экологии с околоводными и болотными местообитаниями. Флороносная часть корякской свиты по сравнению с рарыткинской имеет в целом более грубый состав с примесью туфового материала и содержит незначительное количество угольных прослоев, поэтому в корякской флоре соотношение элементов долинных и равнинных лесов с элементами болотной растительности несколько иное.

Анализ систематического состава корякской флоры показывает, что она наиболее сходна с флорами Восточной Азии и Северной Америки, которые считаются датскими или раннепалеоценовыми. Доминирование листьев *Corylus* и таксодиевых из родов *Metasequoia* и *Glyptostrobus* с участием *Trochodendroides, Celastrinites* и *Liriophyllum* сближает корякскую флору с бошняковской флорой датского возраста с Сахалина (Красилов, 1979). В отличие от корякской в бошняковской флоре еще сохраняются такие древние элементы, как *Nilssonia* и *Parataxodium.* Обилие остатков *Corylus* с участием *Metasequoia, Onoclea, Libocedrus, Trochodendroides, Platanus, Viburnum* характерно для флор из маломихайловской свиты в низовьях Амура, юрьевской толщи Курильских островов, самаргинской свиты Сихотэ-Алиня. Маломихайловская и юрьевская флоры по систематическому составу датируются данием (Ахметьев, 1973; Красилов и др., 1988), а самаргинская флора по палинологическим данным — маастрихтом (Олейников, Неволина, 1985). Цагаянская флора Амурской области (Красилов, 1976) представляет собой несколько другой тип датских флор с доминированием *Trochodendroides* и *Taxodium.* Корякский флористический комплекс сближает с цагаянским обилие листьев *Trochodendroides,* участие *Onoclea, Ginkgo, Metasequoia, Microconium* (стерильные побеги описываются под названием *Cupressinocladus interruptus* (Newb.) Schweitzer), *Platanus raynoldsii, Nyssa.* Листья *Corylus* замещаются в цагаянской флоре сходными по морфологии листьями *Tiliaephyllum,* которые доминируют в верхнецагаянской подсвите.

Довольно велика общность корякской флоры с раннепалеоценовыми флорами Канады (Паскапу и Равенскраг). Ядро канадских флор также составляют *Onoclea, Ginkgo, Microconium, Metasequoia, Taxodium, Glyptostrobus, Corylus, Trochodendroides, Platanus, Celastrinites, Pterospermites, Haemanthophyllum* и некоторые другие (Bell, 1949).

Сравнение корякской флоры с другими флорами Восточной Азии и Северной Америки, казалось бы, подтверждает вывод Вахрамеева и Ахметьева (1977) о ее датском облике. Однако надо иметь в виду, что возраст всех вышеперечисленных флор устанавливался преимущественно по косвенным данным, и хорошо датированные по морской фауне датские флоры в этих регионах неизвестны.

Более точные суждения о возрасте корякской флоры могут быть получены путем сопоставления различных разрезов верхнемеловых—палеогеновых отложений Корякского нагорья, поскольку во многих разрезах наблюдается чередование морских и континентальных толщ.

Стратиграфическое положение в разрезе корякской флоры в районе лагуны Амаам позволяет датировать ее как маастрихтом (выше зоны Inoceramus pilvoensis), так и ранним палеоценом [ниже слоев с палеоценовым комплексом фораминифер и комплексом моллюсков, сходным с фауной синегорского горизонта на Сахалине (Терехова, Дундо, 1987)].

В эволюционном ряду стратофлор Северо-Востока Азии раньше корякского и рарыткинского флористических комплексов существовали флоры горнореченского этапа, к которому относятся каканаутский, горнореченский и великореченский флористические комплексы (Головнева, 1990). Горнореченский комплекс приурочен к нижней части рарыткинской свиты и является прямым предшественником рарыткинского флористического комплекса, с которым он связан постепенным переходом. Разрез верхнемеловых—палеогеновых отложений хр. Рарыткин представляет собой мощную континентальную толщу. В нем содержатся многочисленные флористические остатки, позволяющие проследить последовательность развития флор от кампана до эоцена, но отсутствуют какие-либо фаунистические возрастные реперы. Лучше всего датирован близкий по составу к горнореченскому каканаутский флористический комплекс, найденный в бассейне р. Каканаут в районе Пекульнейского оз. В этом разрезе флороносная пачка мощностью около 500 м лежит на морских слоях, содержащих остатки раковин Inoceramus kusiroensis Nag. et Mat и Pachydiscus subcompressus obsoletus Mat., которые указывают на вторую половину маастрихта (Волобуева, Красный, 1979). Выше флороносной пачки, в слое туфов, были найдены остатки динозавров (растительноядных гадрозавров и хищников из сем. Troodontidae) (Несов, Головнева, 1990). Эти находки ограничивают верхний предел существования каканаутской флоры еще меловым периодом. Поскольку корякская флора моложе каканаутской, она не может быть древнее самых верхов маастрихта. В районе бухты Угольной, на р. Алькатваам, повторяется разрез, сходный с описанным в районе лагуны Амаам. Здесь выше корякской свиты, в основании чукотской свиты (фациальный аналог амаамской [1]), найдены раковины Parallelodon и обломки призматического слоя иноцерамов (Дундо и др., 1974), что свидетельствует о меловом возрасте низов чукотской свиты. Если считать, что границы корякской и чукотской (амаамской) свит в районе лагуны Амаам и в районе бухты Угольной являются изохронными (Волобуева, Терехова, 1974; Волобуева, Красный, 1979) (между этими разрезами около 30 км по прямой), а остатки меловых моллюсков в низах чукотской свиты не были перемыты, то возраст корякской флоры должен датироваться самыми верхами маастрихта. Позднерарыткинский флористический подкомплекс по сравнению с корякским комплексом и раннерарыткинским подкомплексом содержит еще большее количество палеоценовых элементов и, по-видимому, относится уже к данию. К сожалению, четких реперов для определения верхней возрастной границы рарыткинской флоры и времени ее контакта с последующей палеоценовой (умкинской) флорой пока не найдено.

В бассейне р. Хатырки (юго-восток Корякского нагорья) в разрезе холминской свиты имеются находки аммонитов выше слоев с флорой, аналогичной, по заключению Г. Г. Филипповой, рарыткинской (Волобуева, Красный, 1979). К сожалению, этот флористический комплекс очень бедный (6 видов), а коллекция не сохранилась.

Из приведенного выше анализа видно, что основная перестройка флоры на территории Корякского нагорья происходила не на границе маастрихта и дания, а несколько раньше, в позднем маастрихте. При переходе от флор горнореченского этапа к корякской и рарыткинской флорам наблюдается значительное изменение видового состава среди папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений, смена видов-доминантов, исчезновение последних цикадофитов, замена типичных позднемеловых хвойных современными родами, изменение соотношения вымерших и современных родов покрытосеменных в сторону увеличения доли современных родов. Отсюда следует, что смена флор маастрихтского типа на флоры датского типа происходила не одновременно на разных широтах Северного полушария, что противоречит различным катастрофическим сценариям экологического кризиса на границе мела и палеогена. Более ранняя смена флоры на Корякском нагорье может быть связана с более ранним и значительным похолоданием в высоких широтах в связи с усилением широтного термического градиента в конце мела (Головнева, 1990). Л. А. Несов и Л. Б. Головнева (1990) для описания событий вблизи границы мела и палеогена на территории Корякского нагорья предложили использовать трехчленное деление маастрихта. Граница между горнореченским и рарыткинским этапами развития флоры в этой схеме привязывается к рубежу среднего и позднего маастрихта, ко времени похолодания климата, отмеченного в морских разрезах умеренных широт (Кауффман, 1986), поскольку флоры горнореченского этапа более термофильны, чем корякская и рарыткинская (Головнева, 1990).

---

[1] Некоторые исследователи не выделяют амаамскую свиту в качестве самостоятельного стратона, считая, что и в районе лагуны Амаам распространены отложения чукотской свиты.

Такая схема подтверждается и данными по изучению морской фауны на территории Корякского нагорья (Похиалайнен, Бялобжеский, 1984). При изучении разрезов маастрихт-датских отложений междуречья Хатырки и Опухи было выяснено, что выше зоны Inoceramus kusiroensis, которая относится к верхнему маастрихту (при его двучленном делении), находится еще один фаунистический горизонт с иноцерамоподобными двустворками Korjakia kociubinskii Poch. и аммонитами Neophylliceras cf. ramosum Meek, Diplomoceras sp. (?), Pachydiscus aff. gollevilensis Orb., Gaudryceras sp. (?), Baculites sp. Это свидетельствует о том, что иноцерамов из группы I. kusiroensis нельзя считать последними меловыми иноцерамидами Дальнего Востока, а зону I. kusiroensis — самыми верхами мела (Похиалайнен, Бялобжеский, 1984). Горизонт с Korjakia—Pachydiscus этими авторами отнесен к так называемому «ортомаастрихту». По их данным, эти слои на территории Корякского нагорья распространены достаточно широко и часто трансгрессивно перекрывают слои с I. kusiroensis. Такая же ситуация, видимо, имеет место и в разрезах лагуны Амаам и бухты Угольной, где амаамская (чукотская) свита с остатками меловых моллюсков трансгрессивно перекрывает корякскую свиту. Этим также подтверждается позднемаастрихтский возраст корякской флоры.

Таким образом, на территории Корякского нагорья имеются самые молодые слои маастрихта, отражающие эволюцию как морской, так и наземной биоты конца мелового периода.

Далее приведено описание 4 новых видов корякской флоры.

Род *Nyssa* L., 1753

Nyssa tshucotica Golovn. sp. nov.

(табл. I, *1—6*; рис. 2, *1—6*)

Описание. Листья широкоэллиптические, овально-яйцевидные или треугольно-яйцевидные, часто неправильной формы, 60—80 мм дл. и 50—70 мм шир., самые крупные экземпляры до 120 мм дл. Верхушка суженная, широкозакругленная. Основание округлое, усеченное или слегка сердцевидное, немного низбегающее вдоль черешка. Черешок 1.5—2.5 см дл. Край цельный. У многих крупных листьев в верхней части пластинки имеются 1—3 небольшие лопасти треугольной формы. Жилкование перистое, брохидодромное. Средняя жилка толстая, в верхней части иногда извилистая. Вторичных жилок 7—8 пар. Они очередные, расположены на неравном расстоянии друг от друга и обычно сближены в нижней части листа. Базальные жилки более короткие, неветвящиеся, отходят под углом около 90°. Вышележащие жилки выходят под все более острым углом, до 30—40° в верхней части листа, слабо дуговидно изогнутые, непараллельные, петлевидно соединяются в 3—5 мм от края. Ответвления вторичных жилок, отходящие от их середины или верхней трети, соединяются между собой и с ответвлениями соседних жилок, образуя внешнюю серию тонких петель.

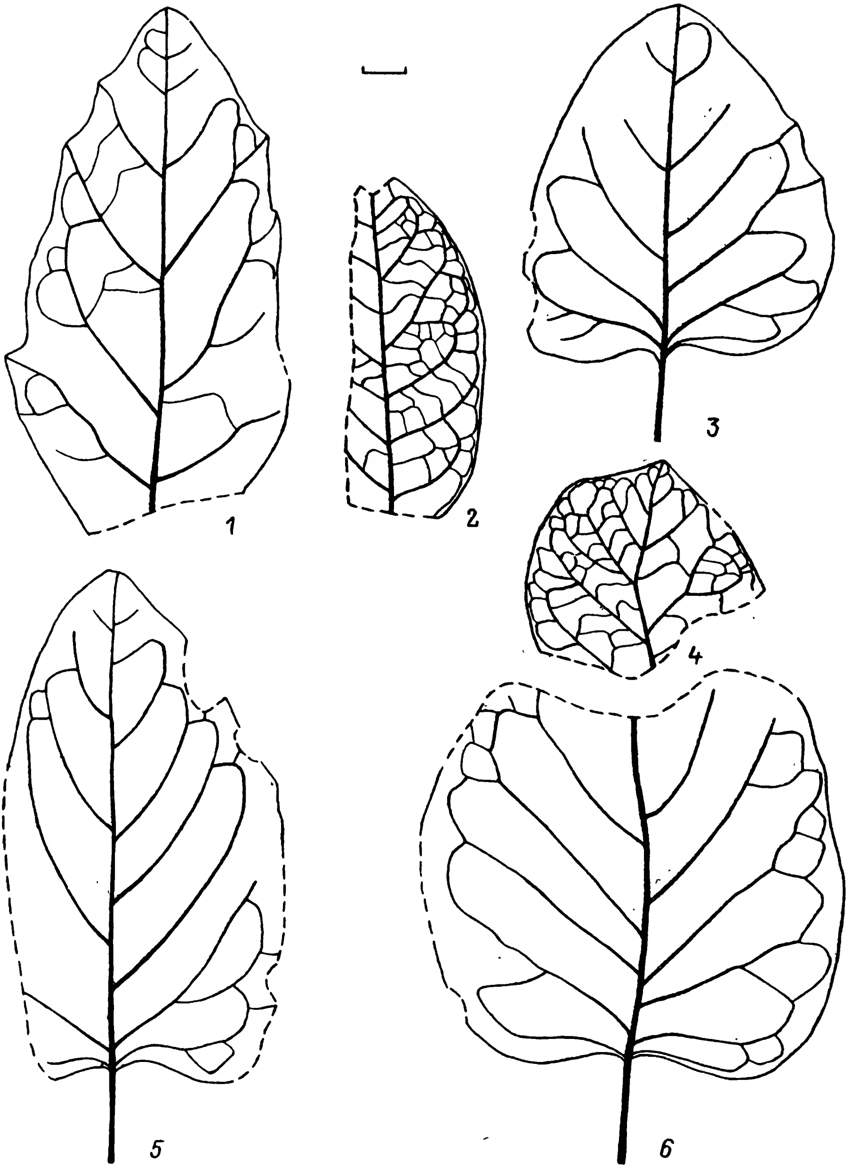


Рис. 2. *Nyssa tshucotica.*

1 — колл. 1199, обр. 158; *2—6* — колл. 967, образцы: *2* — 1201, *3* — 1415, голотип, *4* — 1205, *5* — 1418, *6* — 1424. Масштабная линейка — 1 см.

Третичное жилкование очень тонкое, в виде изогнутых анастомозирующих жилок (табл. I, *3*, *4*).

Голотип. Колл. БИН РАН № 967, обр. 1415, Корякское нагорье, р. Горная, верхняя часть средней подсвиты рарыткинской свиты (поздний маастрихт), табл. I, *5*; рис. 2, *3*.

Материал. 2 образца из верхнекорякской подсвиты (верхний маастрихт) на левобережье р. Эмимы и около 50 отпечатков из верхней части средней подсвиты рарыткинской свиты (верхний маастрихт), хр. Рарыткин, бассейн р. Горной.

Сравнение. Новый вид *Nyssa tshucotica* наиболее близок к *N. bureica* Krassilov (Красилов, 1976; табл. 40, фиг. *1—4*) из цагаянской свиты, но отличается от него менее правильной формой листа, наличием листьев треугольно-яйцевидной формы и отсутствием листьев с узкой вытянутой пластинкой и заостренной верхушкой. У обоих видов встречаются листья широкоэллиптической формы, с закругленной верхушкой, но у *N. tshucotica* эта форма характерна для мелких листьев, а у *N. bureica* — для крупных.

Большинство других ископаемых видов *Nyssa* имеет более мелкие и узкие листья с заостренной верхушкой и клиновидным основанием, например *N. alata* (Ward) R. W. Brown из палеоцена Северной Америки (Brown, 1962).

Из современных видов рода наибольшее сходство с *N. tshucotica* имеет *N. aquatica* L. благодаря широким листовым пластинкам.

Род *Cissites* Heer, 1867

Cissites volobuevae **Herman sp. nov.**

(табл. II, *3*; III, *1—9*; рис. 3, *1—7*)

Описание. Листья простые, 3-лопастные, симметричные или слабо асимметричные, мелкого, среднего (преобладают) и крупного размеров, широко-овальной, широко- и округло-яйцевидной формы. Листовая пластинка от 2.5 до 12 см дл. и от 2.5 до 13 см шир. Основание листа от широкозакругленного (рис. 3, *4*) до сердцевидного (рис. 3, *2*), чаще всего усеченное или выемчатое. Верхушка острая. Край листа зубчатый, зубцы крупные, треугольные, со слабо выпуклыми сторонами, без железок, наклонены к верхушке листа или лопасти. Верхушки зубцов острые или притупленные, выемки между зубцами с закругленным дном. Имеются средняя лопасть и пара хорошо развитых боковых лопастей, выше которых может быть развита еще одна пара более мелких лопастей или крупных зубцов, осложненных более мелкими зубцами (рис. 3, *1*). Иногда и ниже наиболее развитой пары боковых лопастей имеются дополнительные более мелкие лопасти или крупные лопастевидные зубцы, и лист приобретает более сложное 5- или 7-лопастное строение (табл. II, *2, 4, 9*; рис. 3, *6*). Черешок не сохранился.

Жилкование пальчато-перистое, краспедодромное. Средняя жилка прямая или немного искривленная. Базальные жилки сильные, отходят от основания листа и идут в верхушки боковых лопастей. От каждой базальной жилки отходит 3—5 базископических и до 3 акроскопических ответвлений, идущих в краевые зубцы. Ниже базальных жилок расположена пара менее развитых вторичных жилок, идущих в зубцы базальной стороны крупных лопастей или в верхушки лопастей, осложняющих основные боковые лопасти, причем в последнем случае инфрабазальные жилки базископически ветвятся до 3—4 раз и их ветви заканчиваются в зубцах дополнительных лопастей. Выше базальных жилок располагается до 4 пар вторичных жилок, отходящих от средней супротивно или очередно. Нижние супрабазальные вторичные жилки ветвятся, верхние — нет. Третичное жилкование ветвисто-лестничное (рис. 3, *6*), более тонкие жилки не сохранились.

Голотип. Колл. ГИН РАН № 4818, обр. 6, район лагуны Амаам, левобережье р. Эмимы, устье ручья Скалистого, верхняя подсвита корякской свиты (верхний маастрихт), табл. II, *3*; рис. 3, *3*.

Материал. Около 50 отпечатков листьев из верхнекорякской подсвиты (верхний маастрихт) в бассейне р. Эмимы. Большая часть материала собрана из того же местонахождения, что и голотип.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с *C. ingens* Lesq. из низов верхнего мела США (Lesquereux, 1892), но отличается от него меньшей относительной шириной листовой пластинки, более узкими лопастями и краевыми зубцами, большим количеством последних, отхождением базальных жилок

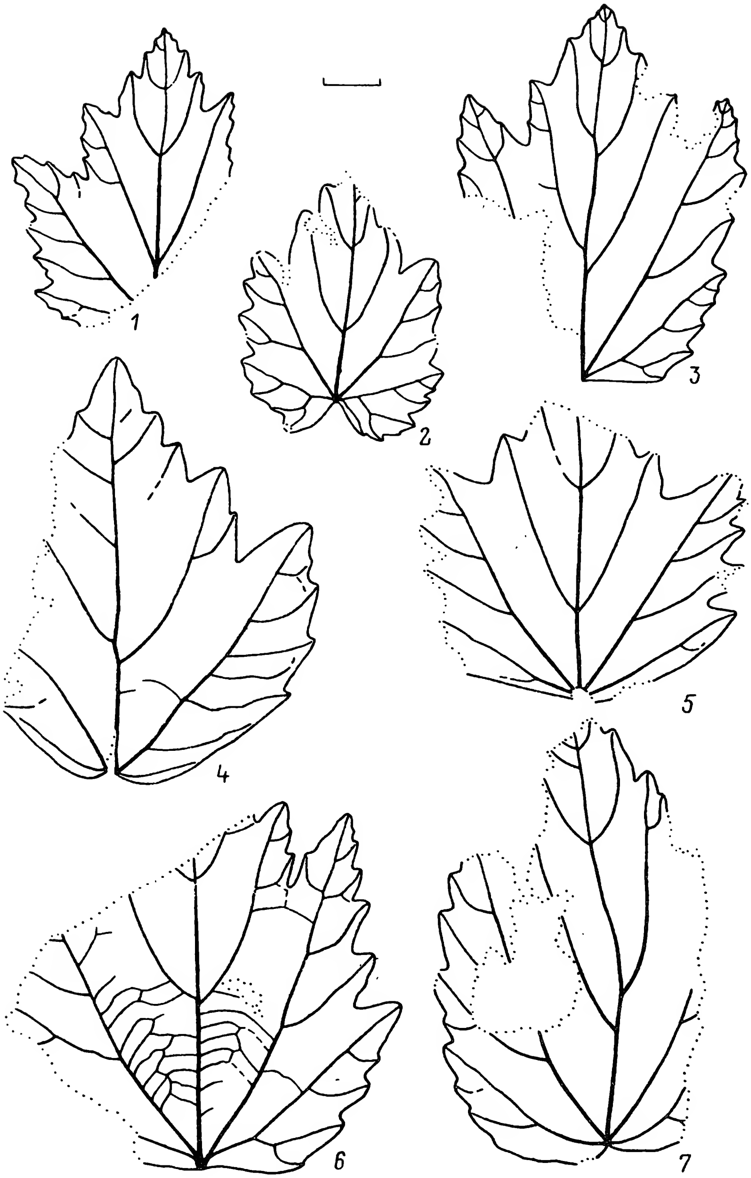


Рис. 3. *Cissites volobuevae*, колл. 4818.

Образцы: *1* — 4, *2* — 3, *3* — 6 (голотип), *4* — 8, *5* — 5, *6* — 2, *7* — 7. Масштабная линейка — 1 см.

от основания листа. *C. orbiculatus* Philip. из сеномана бассейна р. Анадырь (Чукотка) (Филиппова, 1982) в отличие от описываемого вида имеет закругленные верхушки лопастей и зубцов и, кроме того, отчетливое пальчато-перистое строение. *C. inscissus* Herman из турона—коньяка Северо-Западной Камчатки (Герман, 1987) также отличается от нового вида пальчато-лопастным строением и хорошо развитыми верхними боковыми лопастями, а *C. beljaevii* Herman из нижнего кампана бухты Угольной (Чукотка) и Северо-Западной Камчатки (Герман, Лебедев, 1991) — большим количеством некрупных округлых зубцевидных лопастей.

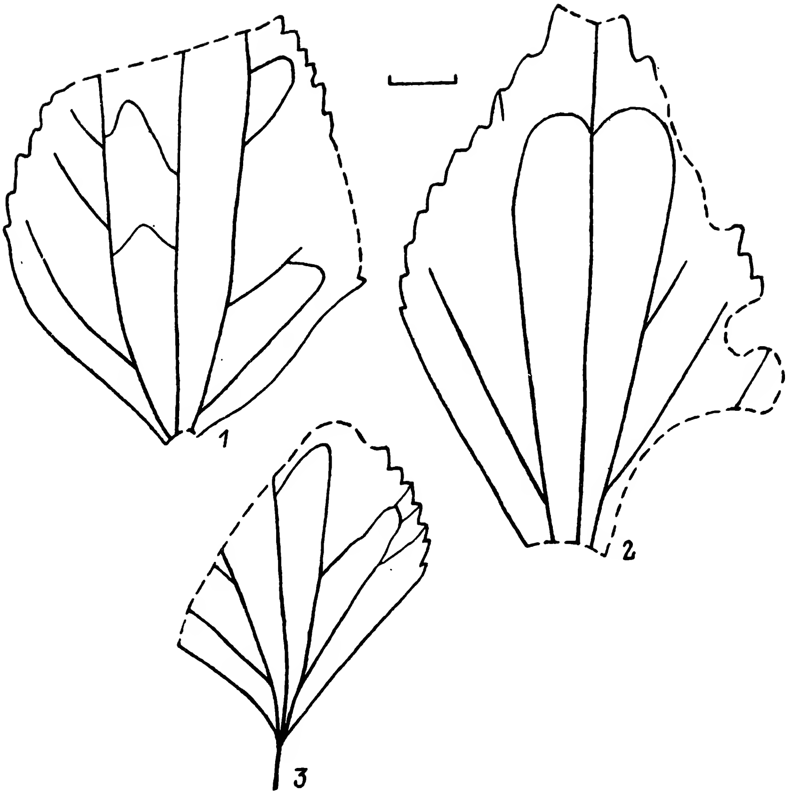


Рис. 4. *Trochodendroides emimensis.*

1, 2 — колл. 4818, образцы: *1* — 18, *2* — 19; *3* — колл. 1199, обр. 121. Масштабная линейка — 1 см.

Род *Trochodendroides* Berry, 1992

Trochodendroides emimensis **Golovn. sp. nov.**

(табл. II, *4, 5*; рис. 4, *1—3*)

Описание. Листья ромбовидные, 5—10 см дл. и 3—7 см шир. Наибольшая ширина листа приходится на середину или нижнюю часть пластинки. Основание узко-, реже ширококлиновидное. Верхняя часть листа тоже клиновидная, с суженной, сильно оттянутой верхушкой. Основание и нижняя часть листа (до максимального расширения) цельнокрайные. Верхняя часть мелкозубчатая. Зубцы довольно частые, шлемовидные, с короткой острой верхушкой, симметричные или немного косо вверх направленные, 1.5—2 мм выс. и 2—2.5 мм шир. Жилкование тройчато-нервное. Базальные жилки очень тонкие, отходят от центральной под углом 10—15°, почти прямые, образуют узкоклиновидную арену. Они соединяются со средней жилкой недалеко от верхушки, образуя 2—3 петли. Жилкование внутри арены ветвисто-лестничное. С внешней стороны базальных жилок отходит 4—6 ответвлений, которые образуют серию петель у края листа.

Голотип. Колл. БИН РАН № 1199, обр. 90, Корякское нагорье, бассейн р. Эмима, ручей Скалистый, верхняя подсвита корякской свиты (верхний маастрихт), табл. II, *4*.

Материал. Около 10 отпечатков из верхнекорякской подсвиты в бассейне р. Эмима (верхний маастрихт).

Сравнение. От других видов рода *Trochodendroides* новый вид отличается ромбовидной формой листа с сильно оттянутой верхушкой, прямыми, отходящими под острым углом базальными жилками и клиновидной формой образуемой ими арены, а также характером зубчатости края. Подобных признаков не наблюдается ни у одного из описанных видов рода *Trochodendroides* или морфотипов полиморфного вида *T. arctica*.

Род *Elatocladus* Halle, 1913

***Elatocladus talensis* Golovn. sp. nov.**

(табл. II, *1—2*)

Название вида — по ручью Талый.

Описание. Крупные густооблиственные побеги со спиральным листорасположением. Листья плоские, линейные, 2.5—4.5 см дл. и 2—3 мм шир., с постепенно сужающейся заостренной верхушкой и низбегающим на стебель основанием. На побеге листья сидят тесно, черепитчато налегая друг на друга своими основаниями. Оси побегов довольно толстые, 2—3 мм в диам.

Голотип. Колл. ГИН РАН № 4818, обр. 9, Корякское нагорье, бассейн р. Эмимы, верхнекорякская подсвита (верхний маастрихт), табл. II, *1*.

Материал. 7 отпечатков из верхнекорякской подсвиты (верхний маастрихт) в бассейне р. Эмимы и 5 образцов из верхней части средней подсвиты рарыткинской свиты (верхний маастрихт) в бассейне р. Горной (хр. Рарыткин).

Сравнение. От *E. communis* Philip. из верхнемеловых отложений Магаданской области (Филиппова, 1980), также имеющего густооблиственные побеги с длинными линейными, спирально расположенными листьями, новый вид отличается более длинными (2.5—4.5, а не 2—3 см) листьями с заостренной (а не закругленной) верхушкой, сидящими на побеге более тесно.

Отсутствие кутикулы на отпечатках не позволяет установить систематическое положение этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А. Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение // Сов. геология. 1973. № 7. С. 14—30. — *Василевская Н. Д., Абрамова Л. Н.* Флористические комплексы верхнемеловых отложений Корякско-Анадырской области // Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области / Отв. ред. В. Н. Верещагин. Л.: Изд-во НИИГА, 1974. С. 31—38. — *Вахрамеев В. А., Ахметьев М. А.* Высшие растения по данным изучения листьев // Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1977. С. 39—66. — *Волобуева В. И., Терехова Г. П.* О пограничных слоях мела и палеогена в восточной части Корякско-Анадырской области // Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л.: Изд-во НИИГА, 1974. С. 53—58. — *Волобуева В. И., Красный Л. Л.* Маастрихт-неогеновые отложения восточной части Корякского нагорья. М.: Наука, 1979. 82 с. — *Герман А. Б.* Новые покрытосеменные из турона Северо-Западной Камчатки // Палеонтол. журн. 1987. № 4. С. 96—105. — *Герман А. Б., Лебедев Е. Л.* Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки // Тр. ГИН АН СССР. 1991. Вып. 468. С. 1—190. — *Головнева Л. Б.* Маастрихт-датская флора хребта Рарыткин (Корякское нагорье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 22 с. — *Дундо О. П., Василевская Н. Д., Короткевич В. Д., Василенко Л. В.* Новые данные о возрасте и объеме чукотской свиты в восточной части Корякско-Анадырской области // Стратиграфия и литология меловых, палеогеновых и неогеновых отложений Корякско-Анадырской области. Л.: Изд-во НИИГА, 1974. С. 58—65. — *Кауффман Э. Д.* Структура вымираний морских биот в меловом периоде // Катастрофы и история Земли. М.: Мир, 1986. С. 156—255. — *Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с. — *Красилов В. А.* Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 181 с. — *Красилов В. А.* и др. Мел—палеоген Малой Курильской гряды. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. 140 с. — *Несов Л. А., Головнева Л. Б.* История развития флоры, фауны позвоночных и климата в позднем сеноне на северо-востоке Корякского нагорья // Континентальный мел СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1990. С. 191—212. — *Олейников А. В., Неволина С. И.* Стратиграфия самаргинской свиты Сихотэ-Алиня // Тихоокеанск. геол. 1985. № 4. С. 75—83. — *Похиалайнен В. П., Бялобжеский С. Г.* Новые данные по биостратиграфии позднего маастрихта на востоке Корякского нагорья // Палеонтология и биостратиграфия Корякского нагорья. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1984. С. 64—74. — *Терехова Г. П., Дундо О. П.* Анадырско-Корякская область // Стратиграфия СССР. Меловая система. М.: Недра, 1987. Т. 2. С. 137—154. — *Филиппова Г. Г.* Новые меловые хвойные междуречья Армань-Ола (Северное Приохотье) // Колыма. 1980. № 9. С. 22—24. — *Филиппова Г. Г.* Новые меловые покрытосеменные из бассейна р. Анадырь // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. 1982. Вып. 26. С. 69—75. — *Bell M. A.* Uppermost Cretaceous and Paleocene floras of western Alberta // Can. Geol. Surv. Bull. 1949. N 13. P. 1—231. — *Brown R. W.* Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains // Geol. Surv. Prof. Pap. 1962. N 375. P. 1—119. — *Lesquereux L.* The flora of Dakota Group // U. S. Geol. Surv. Mon. 1892. N 17. P. 1—400.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 16 I 1992

УДК 582.4 : 9.13

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

Г. Е. Гваладзе, М. Ш. Ахалкаци

О ДЕПРЕССИИ ХАЛАЗАЛЬНОГО КОНЦА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

G. E. GVALADZE, M. Sh. AKHALKATSI. ON DEPRESSION OF CHALAZAL PART OF AN EMBRYO SAC IN ANGIOSPERMS

Рассмотрена так называемая депрессия халазального конца зародышевого мешка покрытосеменных растений на примере некоторых видов лилейных. Высказаны соображения о цитологических аспектах указанного явления.

Своеобразную поляризацию зародышевого мешка покрытосеменных растений один к одному (1 : 1) F. Fagerlind (1944) связывал с процессами взаимного отталкивания митотических ядер. Отклонение же от этого правила в зародышевом мешке типа Fritillaria [а именно поляризация один к трем (1 : 3)] им рассматривалось в связи с депрессией халазального конца зародышевого мешка данного типа. Он предполагал, что депрессия является причиной снижения физиологической активности и, как следствие этого, ослабления взаимного отталкивания ядер, обусловливающего характерную поляризацию (1 : 3) зародышевого мешка указанного типа. По его мнению, такое состояние способствует слиянию 3 ядер в халазальной части зародышевого мешка, где слившиеся ядра в результате полиплоидизации вновь восстанавливают свою активность и преодолевают отрицательное воздействие депрессии. Таким образом, по Ф. Фагерлинду, слияние 3 ядер в халазальной части зародышевого мешка противопоставляется депрессии и квалифицируется как эволюционное приспособление.

Депрессии халазального конца зародышевого мешка типа Fritillaria много внимания уделил в своих работах И. Д. Романов (1944—1971). По утверждению этого автора, «синхронное деление ядер в ценоцитном зародышевом мешке является показателем целостности развивающегося ценоцита и наличия во всем его протопласте некоторого единого „физиологического режима“, обусловливающего одновременность деления всех ядер. Полярность же выражается прежде всего в физиологическом различии концов этого протопласта и наличии физиологического градиента вдоль его оси, что и является причиной неодинаковости темпа развития ядер и одновременности их делений» (Романов, 1971 : 74). Далее он отмечал, что подавление митоза халазальных ядер связано с явлениями, которые можно назвать «депрессией халазального конца зародышевого мешка». Причина этой депрессии заключается, по его мнению, в «особом физиологическом состоянии» нижней части протопласта зародышевого «особом физиологическом состоянии» нижней части протопласта зародышевого мешка, непосредственно обнаруживаемом в аномальном поведении халазальных ядер. Депрессия обусловливает нарушение синхронизма, поэтому первым признаком ее является запаздывание делений халазальных ядер по сравнению с микропилярными. Признаками более сильной депрессии являются меньшая величина халазальных ядер и большая концентрация в них ДНК, так что сильно депрессивные ядра могут иметь вид гомогенных капель, дающих интенсивную нуклеиновую реакцию. Крайним выражением депрессии является полное подавление ядерных делений в халазальной части зародышевого мешка (Романов, 1971 : 75).

Начиная с Fagerlind (1944) при описании халазального конца зародышевого мешка типа Fritillaria эмбриологами (Романов, 1944, 1971; Печеницын, 1965; Герасимова-Навашина, 1971; Иоффе, 1971; Поддубная-Арнольди, 1976; Гваладзе, 1976; Петрова, 1977; Смирнов, 1982; Банникова и др., 1985; Кравец, 1987) широко используется термин «депрессия».

Что такое депрессия? Какие изменения (обусловливающие пикноз ядер) отмечаются в цитоплазме при депрессии халазального конца зародышевого мешка? Ответы на эти вопросы были совершенно не ясны.

Если особое физиологическое состояние цитоплазмы (т. е. депрессия) в действительности существует, то оно, безусловно, должно как-то отразиться на ультраструктурной организации цитоплазмы, тем более что, по мнению исследователей, деструктивные, депрессивные процессы в ней настолько сильны, что затрагивают также ядра, вызывая их гетерохроматинизацию и аномальные деления. Поэтому мы попытались найти связь этого особого физиологического состояния цитоплазмы с изменениями в ее ультраструктурной организации. С этой целью нами были исследованы зародышевые мешки типа Fritillaria в развитии. Были выбраны объекты с различной степенью депрессии халазального конца: *Fritillaria caucasica* Adam., в котором депрессия не затрагивает халазального полярного ядра и тройное слияние протекает нормально; *Gagea anisanthos* C. Koch, в котором депрессия выражена сильнее (несмотря на триплоидность, халазальное полярное ядро меньше микропилярного или равно ему и характеризуется пикнозом); *Tulipa eichleri* Regel, в котором депрессия настолько сильно выражена, что пикнотическое халазальное полярное ядро, как правило, не включается в тройное слияние.

Для понимания самой сути процесса депрессии нам представлялось целесообразным изучить ранние стадии развития зародышевого мешка. Действительно, по мнению некоторых исследователей (Fagerlind, 1944; Романов, 1944, 1971; Печеницын, 1965; Петрова, 1977; Кравец, 1987), начиная именно с первично 4-ядерной стадии происходят те значительные физиологические сдвиги в халазальной части женского гаметофита, которые приводят к деструктивным процессам в цитоплазме.

Как показывают полученные нами данные, после окончания мейоза все 4 гаплоидных ядра (табл. I, *а*), перераспределяющихся затем по полюсам женского гаметофита в соотношении 1 : 3 (табл. I, *б*), морфологически идентичны, лишены деструктивных черт и, по-видимому, не подвержены влиянию так называемой депрессии, о чем свидетельствует нормальное протекание в них первого митоза (табл. I, *в*) при мегагаметогенезе. Здесь же следует указать, что наблюдаемая нами картина перераспределения ядер (1 : 3) в женском гаметофите не позволяет разделить мнение некоторых исследователей (Rutgers, 1923; Simoni, 1938; Eymé, 1965) о роли вакуолизации в процессе перемещения ядер. На вторично 4-ядерной фазе развития 2 халазальных триплоидных ядра имеют определенные различия как по форме, так и по степени хроматинизации, выраженные неодинаково у разных видов растений (табл. I, *г*, *д*). Особенно сильно хроматинизировано нижнее триплоидное ядро у *Tulipa eichleri* (табл. I, *д*), что в дальнейшем обусловливает атипичное протекание второго митотического деления (табл. I, *е*) и в целом связано с тем фактом, что в халазальной части зрелого зародышевого мешка депрессия наиболее сильно выражена именно у *Tulipa*.

Как следует из вышесказанного, «депрессия» халазального конца постепенно прогрессирует в ходе развития зародышевого мешка. Это, несомненно, вызывает интерес к изучению параллельно протекающих в цитоплазме процессов.

В результате проведенного нами электронно-микроскопического исследования не выявлено каких-либо существенных нарушений в субструктуре цитоплазмы халазальной части зародышевого мешка изученных видов растений. Начиная с первично 4-ядерной стадии, мы не обнаружили признаков деструкции цитоплазмы (табл. I, *ж, з*). Цитоплазма в халазальной части является, согласно ее ультраструктуре, метаболически весьма активной и на последующих стадиях мегагаметогенеза (табл. II, *а, б*), в ценоцитном и зрелом зародышевых мешках (табл. II, *в*). Более того, ультраструктура халазальной части исследованных зародышевых мешков имеет большое сходство с цитоплазмой центральной и микропилярной частей (табл. II, *г*), что не позволяет говорить об ее «особом физиологическом состоянии». Следовательно, надо полагать, что пикнотичность халазальных ядер в изученных зародышевых мешках не является результатом отрицательного влияния на них депрессии цитоплазмы ввиду отсутствия в последней признаков деструкции.

В результате наших исследований не выявлено каких-либо существенных нарушений в субструктуре цитоплазмы халазальной части и сформированного зародышевого мешка изученных видов растений. В них цитоплазма клеток антипод (табл. I, *д*), а также халазальной части центральной клетки не только лишена деструктивных черт, но, судя по ее ультраструктуре, является вполне интактной и метаболически весьма активной.

Таким образом, электронно-микроскопические исследования показали, что у отмеченных растений пикнотичность халазальных ядер зародышевого мешка никак не связана с изменением ультраструктуры цитоплазмы. Эти ядра не могут испытывать отрицательного влияния цитоплазмы, поскольку в ультраструктурной организации цитоплазмы не прослеживается «особенного физиологического состояния», не наблюдается каких-либо деструктивных процессов. В цитоплазме попросту нет той депрессии, которая могла бы обусловить это явление.

Следует указать, что, по данным А. А. Плющ (1987), у *Lilium regale* и *L. candidum*, у которых депрессия выражена намного слабее, чем у изученных нами растений, в ультраструктурной организации цитоплазмы халазального конца зародышевого мешка также не обнаружено каких-либо признаков, которые можно было бы назвать депрессией.

Что же происходит в халазальной части зародышевого мешка покрытосеменных растений?

Для рассмотрения этого вопроса целесообразно вспомнить основные свойства хроматина.

Особенностью хромосом высших эукариот является эволюционно закрепленное существование в них двух типов хроматина — эухроматина и гетерохроматина, четко различающихся молекулярной организацией, поведением в клеточном цикле, генетическими и цитологическими особенностями. Эухроматические районы организованы участками относительно стабильных уникальных последовательностей ДНК, ответственных за наследственный характер транскрипции. Гетерохроматические районы организованы участками многократно повторяющихся нетранскрибируемых последовательностей. По сей день до конца не раскрыто функциональное значение гетерохроматина. Существует множество гипотез и соображений по этому вопросу. Однако установлено, что гетерохроматин не содержит уникальных последовательностей (Yunis, Yasmineh, 1971; Comings, 1972; Прокофьева-Бельговская, 1986).

А. А. Прокофьева-Бельговская (1945) обнаружила и исследовала феномен гетерохроматинизации. Суть этого явления состоит в том, что участок эухроматина приобретает свойство гетерохроматина, а именно находится в конденсированном состоянии. При этом активность генов данного эухроматина репрессируется. При последующих исследованиях (Lyon, 1961; Frenster, 1974; Spoffrod, 1976) было установлено, что процесс гетерохроматинизации обнаруживается не во всех клетках; он обратим, лабилен и находится под контролем генотипа. Чтобы отличить гетерохроматин от инактивированного эухроматина, S. Brown (1966) ввел понятия «структурный» и «факультативный» гетерохроматин. Прокофьева-Бельговская (1986) справедливо заметила, что «факультативный гетерохроматин» — неудачный термин, так как эухроматин, содержащий уникальные последовательности, ни в коем случае не следует называть гетерохроматином. Для подобного состояния эухроматина она считает целесообразным использовать термин «конденсированный» или «инактивированный» эухроматин.

Конденсированный эухроматин сходен с гетерохроматином не только морфологически, но и по целому ряду свойств, среди которых мы выделим основное, а именно наличие в конденсированном эухроматине полной инактивации генов.

Исходя из вышесказанного, предполагаем, что в халазальной части зародышевого мешка типа Fritillaria происходит инактивация эухроматина халазальных ядер, в том числе и халазального полярного ядра. Этот процесс находится под строгим генетическим контролем, ибо повторяется из поколения в поколение, закреплен эволюционно.

Откуда идет импульс подобного преобразования эухроматина халазального полярного ядра, трудно судить, однако с уверенностью можно сказать, что видимых структурных причин деструктивных явлений в цитоплазме халазального конца зародышевого мешка не наблюдается.

Можно предположить, что функциональное выключение халазального полярного ядра из тройного слияния начинается именно путем инактивации эухроматина самого ядра, роль цитоплазмы остается неясной. Представление о том, что для цитоплазмы халазального конца зародышевого мешка характерны деструктивные процессы и что депрессия цитоплазмы отрицательно сказывается на состоянии халазальных ядер, обусловливая их пикнотичность (Fagerlind, 1944; Романов, 1944, 1971; Печеницын, 1965; Герасимова-Навашина, 1971; Иоффе, 1971; Поддубная-Арнольди, 1976; Гваладзе, 1976; Петрова, 1977; Смирнов, 1982; Банникова, Хведынич и др., 1985; Кравец, 1987), в наших исследованиях не находит цитологического подтверждения.

Следует отметить, что в зародышевых мешках покрытосеменных растений наблюдается тенденция перехода тройного слияния в двойное (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1976; Гваладзе, 1976; Петрова, 1977), который осуществляется двумя путями — униполяризацией зародышевого мешка (например, зародышевый мешок типов Oenothera и Eriostemon) и инактивацией эухроматина халазального полярного ядра.

Исходя из полученных нами данных, можно предположить, что указанный механизм перехода от тройного слияния к двойному, т. е. инактивация эухроматина халазального полярного ядра, носит общий характер, и в различных типах зародышевых мешков покрытосеменных растений пикнотичность халазального полярного ядра является следствием частичной или полной инактивации эухроматина, инактивации генома и, следовательно, функционального выключения этого ядра.

Как известно (Rutgers, 1923; Романов, 1944, 1971; Модилевский, 1953; Магешвари, 1954), поляризация является одним из основных характеристик формирования зародышевого мешка покрытосеменных растений. Поэтому изменение поляризации влечет за собой возникновение нового типа зародышевого мешка (как, например, при формировании зародышевых мешков типов Oenothera и Eriostemon), инактивация же халазальных ядер, в том числе и халазального полярного ядра, не может считаться признаком типа развития зародышевого мешка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П., Остапенко Е. К., Сидорова Н. В., Плющ Т. А. Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наукова думка, 1985. 220 с. — *Гваладзе Г. Е.* Халазальное полярное ядро центральной клетки зародышевого мешка покрытосеменных. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 140 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые теоретические аспекты // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова думка, 1971. С. 113—152. — *Иоффе М. Д.* Полиплоидия в эндосперме цветковых // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова думка, 1971. С. 170—196. — *Кравец К. А.* Развитие зародышевого мешка и процесс оплодотворения у представителей рода *Lilium* (Tourn.) L.: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Киев, 1987. 15 с. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: ИЛ, 1954. 439 с. — *Модилевский Я. С.* Эмбриология покрытосеменных растений. Киев: Изд-во АН УССР, 1953. 224 с. — *Петрова Т. Ф.* Цитоэмбриология лилейных, подсемейство *Lilioideae*. М.: Наука, 1977. 215 с. — *Печеницын В. П.* Морфогенез и эмбриология некоторых видов рода *Tulipa* L.: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Ташкент, 1965. 16 с. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура клеток зародышевого мешка *Lilium regale* и *Lilium candidum* (*Liliaceae*) до оплодотворения // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 651—657. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 495 с. — *Прокофьева-Бельговская А. А.* Гетерохроматизация как изменение цикла хромосом // Журн. общ. биол. 1945. № 6. С. 93—124. — *Прокофьева-Бельговская А. А.* Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука, 1986. 432 с. — *Романов И. Д.* Эволюция зародышевого мешка цветковых растений: Докт. дис. Ташкент, 1944. 260 с. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова думка, 1971. С. 72—119. — *Смирнов А. Г.* Женский гаметофит покрытосеменных и его эволюция. Казань, 1982. 120 с. — *Brown S. W.* Heterochromatin // Science. 1966. Vol. 151. P. 417—425. — *Comings D. E.* The structure and function of chromatin // Adv. Hum. Genet. 1972. N 3. P. 237—431. — *Eymé J.* Observations cytologiques sur l'archespore et le sac embryonnaire de *Tulipa oculussolis* St. Am. et *T. sylvestris* L. // Botaniste. 1965. Vol. 49. N 1-4. P. 109—155. — *Fagerlind F.* Der tetrasporische Angiospermen-Embryosack und dessen Bedeutung für Verständenis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosacks // Arkiv. f. Bot. 1944. Bd 31. H. 11. S. 1—71. — *Frenster J. H.* Ultrastructure and function of heterochromatin // Cell Nucleus. 1974. N 11. P. 565—580. — *Lyon M.* Gene action in the X-chromosome of the mouse // Nature. 1961. Vol. 190. P. 372—374. — *Rutgers F.* The female gametophyte of Angiosperms // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1923. Vol. 33. N 1. P. 1—66. — *Simoni D.* Observazioni sulla fertilita e Ricerche citologische-embryologische in *Tulipa gesneriana* L. // Lav. Inst. Bot. Gen. Univ. Zurigo. 1938. Vol. 11. N 28. P. 1—72. — *Spoffrod J. B.* Position-effect variegation in Drosophila // The genetics and biology of Drosophila. London: Acad. Press., 1976. Vol. 10. P. 955—1019. — *Yunis J. J., Yasmineh W. G.* Heterochromatin, satellite DNA and cell function // Science. 1971 Vol. 174. P. 1200—1209.

Институт ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии
Тбилиси

Получено 4 I 199

УДК 576.312.37 : 582.542.1

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, №

С. Н. Сорокин, Е. О. Пунина

О КАРИОСИСТЕМАТИКЕ *ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (*POACEAE*)

S. N. SOROKIN, E. O. PUNINA. ON KARYOSYSTEMATICS OF *ZINGERIA BIEBERSTEINIANA* (*POACEAE*

Детально описан кариотип злака *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn., имеющего минимально для однодольных число хромосом — 2n = 4. Определено количество ДНК и выявлен рисунок дифференциального окрашивания хромосом при использовании красителя Гимза и нуклеотидспецифичног флюорохрома Хёхст 33258. На основании полученных данных обсуждаются родственные связ *Z. biebersteiniana* с другими представителями трибы *Aveneae*.

Вид *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. сравнительно недавно вовлече в кариологические исследования. В 1956 г. S. O. Björkman для данного вид определил число хромосом 2n = 8. В последующих публикациях приводилось иное число — 2*n* = 4 (Цвелев, Болховских, 1965; Цвелев, Жукова, 1974; Семенов, Семенова, 1975; Семенов, 1986; Сорокин, 1991). Таким образом, этот вид явился первым представителем однодольных растений, у которого обнаружено наименьшее число хромосом, при этом решился вопрос о наименьшем основном числе в роде *Zingeria* — x = 2, поскольку до этого для видов *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. и *Z. kochii* (Mez) Tzvel. были известны соответственно числа 2n = 8, 2n = 12 и стоял вопрос об основном числе x = 4. В настоящее время считается, что первый из этих видов — тетраплоид, а второй — гексаплоид, возникшие в результате гибридизации *Z. biebersteiniana* с другими близкородственными видами, например *Milium scabrum* Merlet (2*n* = 8) или *M. vernale* Bieb. (2n = 10, 14, 18) (Цвелев, Жукова, 1974; Соколовская, Пробатова, 1976). Однако для доказательства этой гипотезы необходимы дополнительные кариологические исследования, например, с помощью методов дифференциальной окраски хромосом.

Все представители рода *Zingeria* — однолетники, что считается признаком наибольшей эволюционной специализации, поэтому многие видят в основном числе 2 результат редукции первичного для злаков основного числа хромосом 7 (Цвелев, 1969, 1976).[1]

Малое число хромосом у *Zingeria biebersteiniana*, их относительно большие размеры (см. таблицу) и простота идентификации делают этот вид очень удобным объектом для экспериментов в разных областях цитологии, в частности для разработки и усовершенствования методов дифференциальной окраски хромосом, позволяющих проводить детальный цитогенетический и цитохимический анализ хромосом.

Параметры метафазных хромосом *Zingeria biebersteiniana*

№ пары	Длина хромосом, мкм	Центромерный индекс, %	Относительная длина, %
I	6.0±0.05	45.0±1.00	53.6
II	5.2±0.07	46.0±1.02	46.4

Примечание. Средний диаметр хромосом 1.9 мкм; средний объем хромосомного набора 63.5 мкм^3; длина соматического набора 22.4 мкм.

Материалы и метод

Материал из Вологодской обл. был любезно предоставлен старшим научным сотрудником Научно-исследовательского агролесомелиоративного ин-та Л. С. Савельевой. Подсчет хромосом и их морфометрический анализ осуществлялись в клетках корневой меристемы на давленых постоянных препаратах, окрашенных по Фёльгену [предобработка 0.1%-м раствором колхицина — 4 ч; фиксация ацетоалкоголем (3 : 1) — 17—20 ч при + 5 °C; холодный гидролиз 5 N HCl — 20 мин; окраска в реактиве Шиффа — 20 ч при + 5 °C; отмывка в сернистых водах — 3 раза по 20 мин и в дистиллированной воде — 3 раза по 10 мин]; определение количества ДНК проводилось на профазных ядрах (4C) меристематических клеток кончиков корней, также окрашенных по Фёльгену (по той же схеме; изменены лишь время гидролиза — 35 мин и время окраски — 2 ч при комнатной температуре).

Дифференциальное окрашивание хромосом по Гимза проводилось по методике A. Fominaya с соавт. (1988) с небольшими изменениями.

---

[1] Сравнительно недавно был обнаружен еще один представитель сем. *Poaceae* с числом 2n = =4 — *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (триба *Poeae*), так же как и виды рода *Zingeria*, с одним обоеполым цветком в колоске (Цвелев, 1964), но в отличие от них являющийся многолетником (Соколовская, Пробатова, 1977). Было бы интересно сравнить эти два рода на кариологическом уровне, тем более что современное положение рода *Zingeria* вызывает сомнение.

Окрашивание хромосом АТ-нуклеотидспецифичным флюорохромом Хёхст 33258 проводили по методу G. E. Holmquist (1975), использовав метод холодовой предобработки (Раскина, 1990).

Результаты и обсуждение

Число хромосом *Z. biebersteiniana* 2n = 4 (x = 2), что соответствует результатам предыдущих исследователей. Обе пары хромосом хорошо идентифицируются; их морфометрические параметры (см. таблицу) заметно отличаются от таковых в родах *Agrostis* и *Calamagrostis*: длина хромосом больше в 1.6—2.3, а диаметр — в 2 раза, в результате чего объем соматического набора хромосом 4-хромосомного вида *Z. biebersteiniana* в 1.5 раза больше, чем у 28-хромосомного вида *Agrostis tenuis* Sibth.

Можно отметить ряд индивидуальных особенностей I пары хромосом, у которых часто заметно частичное «перевивание» одной хроматиды короткого плеча вокруг второй (рис. 1, *а*, *б*). Такое перевивание чаще всего происходит в месте нахождения вторичной перетяжки, существование которой предсказывали Н. Н. Цвелев и П. Г. Жукова (1974), анализируя постоянные микротомные препараты.

При дифференциальном окрашивании хромосом *Z. biebersteiniana* красителем Гимза (С-окрашивание) хорошо идентифицируются обе пары хромосом: у II пары на обоих плечах в прицентромерном районе выявлены крупные блоки гетерохроматина (рис. 1, *а*, *б*). У I пары таких блоков не обнаружено. На интерфазных ядрах с помощью красителя Гимза также выявляются только два крупных хромоцентра. Некоторые авторы отмечали наличие прицентромерных блоков и у I пары хромосом, а также микроблоки гетерохроматина различной локализации у обеих пар хромосом (Семенов, Семенова, 1975). Высказывались предположения, что варьирование количества (локализации) гетерохроматиновых сегментов имеет адаптивный смысл для разных популяций конкретного вида. Нам показалось интересным это предположение, хотя и не бесспорным.

При окрашивании хромосом АТ-нуклеотидспецифичным флюорохромом Хёхст 33258 обнаружилось, что у обоих гомологов II пары на каждом плече имеются крупные светящиеся прицентромерные блоки, которые полностью совпадают с С-сегментами (рис. 2, *а*, *б*; 3). У I пары хромосом на длинном плече также видны (но менее крупные) прицентромерные светящиеся блоки. Значит, и у этой пары хромосом в прицентромерном районе есть гетерохроматиновый сегмент, который при С-окрашивании выявляется нерегулярно.

Можно также заметить, что в интеркалярных районах обеих пар хромосом (рис. 2, *а*) заметны слабоокрашенные блоки. Возможно, они соответствуют микроблокам гетерохроматина, о которых упоминалось в работе В. И. Семенова и Е. В. Семеновой (1975). Таким образом, выявленные с помощью нуклеотидспецифичного флюорохрома АТ-обогащенные районы хромосом совпадают с гетерохроматиновыми С-блоками. И хотя при С-окраске часть сегментов выявляется нерегулярно, окраска флюорохромом Хёхст 33258 подтверждает их постоянное присутствие в «теле» хромосомы. Можно предположить, что окраска по Гимза выявляет гетерохроматин у растений не всегда, а только в определенном его функциональном состоянии. Возможно, в кариосистематических исследованиях предпочтение следует отдавать нуклеотидспецифичным флюорохромам, дающим более стабильные и точные результаты.

Еще один интересный факт был выявлен при данном виде окраски, а именно у обеих хромосом I пары на коротком плече обозначились вторичные (абсолютно не окрашенные) перетяжки в прицентромерном районе, не наблюдаемые при других обработках, но предсказанные в работе Цвелева и Жуковой (1974).

У исследуемого вида было также определено количество ДНК на профазное ядро (4С). В абсолютном значении эта величина, на первый взгляд, не столь

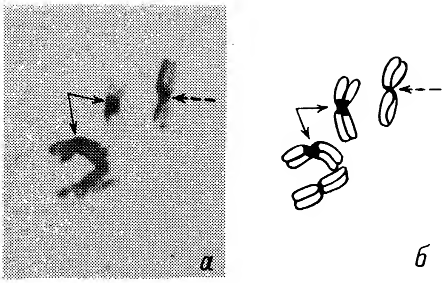


Рис. 1. С-окрашенная метафазная пластинка *Zingeria biebersteiniana.*

а — микрофотография; *б* — рисунок. Сплошными стрелками показаны крупные прицентромерные блоки гетерохроматина у II пары хромосом, пунктирной — «перевив» хроматид в районе центромеры одной из хромосом I пары.

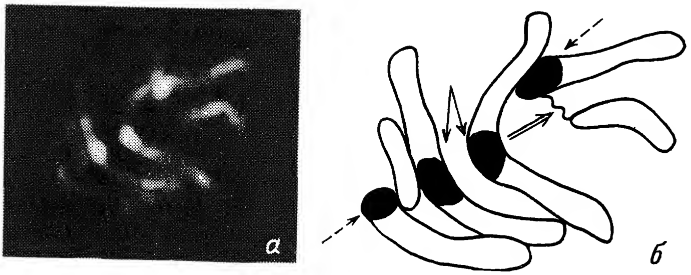


Рис. 2. Профазная пластинка *Zingeria biebersteiniana* (Хёхст 33258).

а — микрофотография; *б* — рисунок. Сплошными стрелками показаны АТ-обогащенные районы гетерохроматина II пары хромосом, пунктирными — I пары хромосом, двойной — вторичная перетяжка в районе центромеры I пары хромосом.

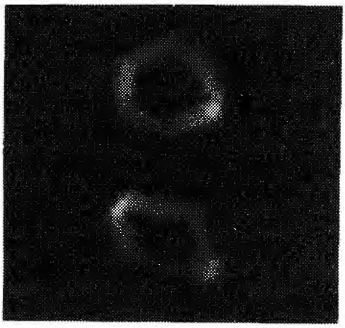


Рис. 3. II пара хромосом *Zingeria biebersteiniana* в анафазе.

Видны крупные прицентромерные блоки АТ-обогащенного гетерохроматина.

уж и велика (9.8 пг), но в пересчете на одну хромосому она составляет 2.45 пг, что в 1.5—3 раза больше, чем у других представителей трибы *Aveneae* (Bennett, Smith, 1976). Однако количество ДНК на единицу объема хромосом составляет всего 0.15 пг/мкм^3, что почти в 2 раза меньше, чем у видов *Agrostis tenuis* и *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, входящих с *Zingeria biebersteiniana* в одну подтрибу *Agrostidinae.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Раскина О. М. Цитохимическая и молекулярно-структурная неоднородность хромосом *Lolium perenne* L. и *Festuca pratensis* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 16 с. — *Семенов В. И.* Внутрихромосомная топография гетерохроматина у злаковых // Бюл. Гл.

бот. сада АН СССР. 1986. Вып. 140. С. 68—73. — *Семенов В. И., Семенова Е. В.* Дифференциальная окраска *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. в митозе и мейозе // Изв. СО АН СССР. Сер. Биология. 1975. Вып. 3. № 15. С. 80—84. — *Соколовская А. П., Пробатова Н. С.* К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 7. С. 969—973. — *Соколовская А. П., Пробатова Н. С.* О наименьшем числе хромосом (2n = 4) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronov (*Poaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 241—245. — *Сорокин С. Н.* Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* европейской части СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1331—1332. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Цвелев Н. Н.* Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 361—373. — *Цвелев Н. Н.* О роде *Colpodium* Trin. // Нов. сист. высш. раст. 1964. С. 20—30. — *Цвелев Н. Н., Жукова П. Г.* О наименьшем основном числе хромосом в сем. *Poaceae* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 2. С. 265—269. — *Цвелев Н. Н., Болховских З. В.* О роде Цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*) (карио-систематические исследования) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1317—1320. — *Bennet M. D., Smith J. B.* Nuclear DNA amounts in Angiosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1976. Vol. 274. N 933. P. 227—274. — *Björkman S. O.* *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. — one more grass species with the chromosome number 2n = 8 // Svensk Bot. Tidskr. 1956. Bd 50. H. 3. S. 513—515. — *Fominaya A., Vega C., Ferrer E.* Giemsa C-banded karyotypes of *Avena* species // Genome. 1988. Vol. 30. N 5. P. 627—632. — *Holmquist G. E.* Hoechst 33258 fluorescent staining of Drosophils chromosomes // Chromosoma. 1975. Vol. 49. P. 333—356.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 IX 1991

УДК 581.49 : 582.949.1

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

А. Л. Буданцев

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СОЦВЕТИЙ У ВИДОВ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTSEV. THE MORPHOLOGICAL TRANSFORMATIONS OF INFLORESCENCES IN THE SPECIES OF THE GENUS *NEPETA* (*LAMIACEAE*)

Рассмотрены вопросы классификации и направления морфологических преобразований соцветий у видов рода *Nepeta* и трибы *Nepeteae*.

Признаки строения соцветий рода *Nepèta* L. имеют большое значение для систематики этого трудного в таксономическом отношении рода как на видовом, так и на более высоком уровнях. Отсутствие единых классификаций и терминологии в описании соцветий этого рода значительно усложняет использование их признаков в систематике и не дает достаточно четкого представления о разнообразии соцветий и направлениях их морфологических преобразований.

В данной работе представлены результаты исследования рода *Nepeta* в полном объеме на основании изучения многочисленных гербарных коллекций и наблюдений некоторых его видов в природных условиях.

Соцветия у видов рода *Nepeta*, как и у большинства представителей сем. *Lamiaceae* Lindl., относятся к сложным брактеозным соцветиям тирсоидного типа,[1] у которых парциальные соцветия, или ложные мутовки, представляют собой цимоиды. Разграничение вегетативной и генеративной частей побега у видов рода *Nepeta* как топографически, так и морфологически (по характеру различий стеб-

---

[1] Под соцветием мы в данном случае понимаем участок генеративного побега, ограниченный снизу первым цимоидом или основанием безлистного цветоноса. Тем самым мы рассматриваем систему боковых генеративных побегов, которая возникает в результате разветвления главной оси растения, как совокупность самостоятельных соцветий.

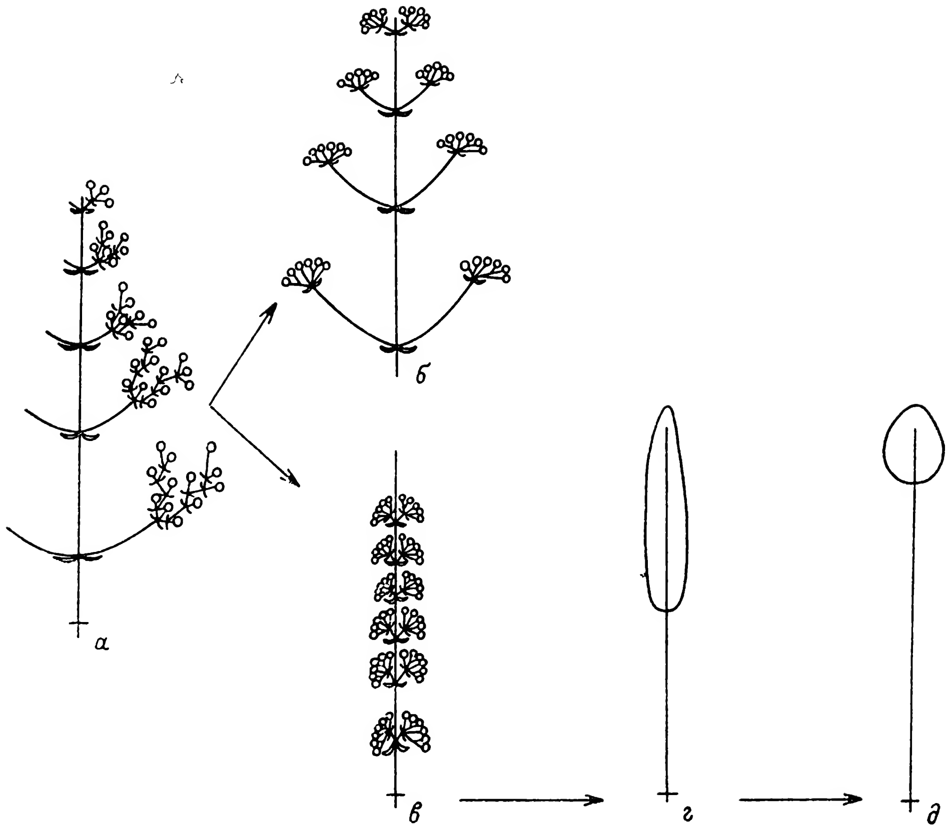


Рис. 1. Основные типы и направления морфологических преобразований соцветий у видов рода *Nepeta.*

а — тирсоидная кисть полузонтиков; *б* — тирсоидная кисть полумутовок; *в* — прерывистый тирсоидный колос; *г* — непрерывный тирсоидный колос (контур); *д* — тирсоидная головка (контур).

левых и нижних прицветных листьев, в пазухах которых развиваются цимоиды) выражено неодинаково. Так, верхние стеблевые листья по форме и размерам не отличаются от прицветных в нижней части соцветия у некоторых видов секций *Macronepeta* Benth. (*N. sibirica* L., *N. erecta* (Royle ex Benth.) Benth., *N. subsessilis* Maxim., *N. koreana* Nakai), *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f. (*N. brachyantha* Rech. f., *N. rugosa* Benth.), *Nepeta* (*N. grandiflora* Bieb., *N. cyanea* Stev., *N. racemosa* Lam.), *Oxynepeta* Benth. (*N. ucranica* L., *N. parviflora* Bieb., *N. heliotropifolia* Lam.). Постепенный переход от стеблевых листьев к прицветным, которые в средней и верхней частях соцветия становятся перепончатыми, прослеживается у *N. teydea* Webb. et Berth. и *N. tuberosa* L. (секция *Subinterruptae* (Benth.) Ubera et Valdes). У большинства видов секции *Spicatae* Benth., а также у некоторых видов секций *Micronepeta* Benth. (*N. daenensis* Boiss., *N. bracteata* Benth., *N. nawarica* Rech. f.), *Denudatae* (Briq.) A. Budantz. (*N. gloeocephala* Rech. f., *N. cephalotes* Boiss., *N. shahmirzadensis* Assadi et Jamzad) соцветия довольно резко обособлены от вегетативной части за счет развития более или менее длинного общего цветоноса, а также благодаря прицветным листьям, морфологически сильно отличающимся от стеблевых. Такая дифференциация подчеркивается и образованием плотных колосовидных или головчатых соцветий.

Одной из характерных особенностей соцветий рода *Nepeta* является развитие паракладиев, несущих цимоиды. В зависимости от длины паракладиев, расположенных в нижней части соцветия, и их отношения к длине (диаметру) ложных мутовок соцветия видов рода *Nepeta* можно отнести к 2 группам: кистевидные соцветия, у которых указанное отношение больше 1 (рис. 1, *а, б*); колосовидные (с переходом к яйцевидным и головчатым) соцветия, у которых паракладии короче парциальных соцветий (рис. 1, *в—д*).

Кистевидные соцветия характерны для видов секций *Appendiculae* C. Y. Wu et Hsuan, *Catantherae* (Pojark.) A. Budantz., *Capituliferae* (Benth.) Pojark. подсекции *Podocephalae* Pojark., а также для некоторых видов секций *Macronepeta, Denudatae, Nepeta, Micranthae* (Boiss.) Pojark., *Schizocalyx* (Boiss.) Pojark. и *Oxynepeta*. Наибольшей длины (до 5—8 см) достигают паракладии в нижних частях соцветий у *N. floccosa* Benth., *N. teucriifolia* Willd., *N. govaniana* (Wall. ex Benth.) Benth., *N. petraea* Benth. и некоторых других видов. В направлении верхушки соцветия длина паракладиев постепенно либо более или менее резко уменьшается.

Цимоиды кистевидных соцветий могут быть представлены полузонтиками (рис. 1, *а*) и полумутовками (рис. 1, *б*). Хотя эти термины не совсем точно отражают характер расположения цветков в парциальных соцветиях, они довольно прочно утвердились в отечественной и зарубежной литературе применительно как к роду *Nepeta*, так и к семейству губоцветных (Пояркова, 1954; Hedge, Lamond, 1968, 1982; Rechinger, 1982; Меницкий, 1987; и др.).

К полузонтикам относятся цимоиды, у которых хорошо различимы цветоножки и оси разных порядков. Основание полузонтика представляет собой дихазий, который состоит из центрального и двух боковых цветков. Цветоножка центрального цветка всегда более тонкая, по длине соразмерна с цветоножками боковых цветков дихазия, иногда длиннее (у некоторых видов секции *Micranthae*) или короче. В последнем случае центральный цветок становится сидячим или почти сидячим, что характерно для видов секции *Oxynepeta*. Цветоножки боковых цветков являются осями разветвления дихазия, что хорошо прослеживается в постфлоральный период, когда длина осей достигает 1—1.5 см. Дальнейший характер ветвления цимоида у таких видов, как *N. nepetella* L., *N. cyanea*, *N. teucriifolia*, *N. graciliflora* Benth., *N. leucolaena* Benth., *N. parviflora*, *N. heliotropifolia*, нередко отличается от такового у типичного дихазия, поскольку одна из боковых осей, как правило, не развивается. Аналогичные соцветия, описанные у видов рода *Ulmus* L. (Грудзинская, 1966), были названы двойной извилиной или двойным монохазием. При этом наблюдалась определенная закономерность во времени появления цветков на осях разных порядков. Так, после образования осей 4-го порядка новые цветки возникали на осях 2-го порядка в пазухах прицветников, которые до сих пор оставались бесплодными. Определенная последовательность развития цветков в цимоидах, вероятно, имеет место и у видов рода *Nepeta*, поскольку в парциальных соцветиях типа двойной извилины к концу цветения довольно часто встречаются нормально развитые цветки на осях более высоких порядков, в то время как цветки, расположенные ближе к основанию цимоида, остаются неразвитыми.

По направлению к верхушке соцветия степень разветвленности цимоидов обычно уменьшается. Так, у *N. nepetella* и *N. cyanea* базальные паракладии несут полузонтики с развитыми осями 7-го порядка и выше, в то время как верхняя часть соцветия представлена простыми дихазиями. Однако у отдельных видов, в частности у *N. brachyantha*, сложные дихазии вообще не развиваются.

К полумутовкам относятся цимоиды с укороченными осями, длина которых, как правило, не превышает 1—2 мм. Цветки при этом (в том числе и центральные) чаще всего сидячие или почти сидячие. Полумутовки с сидячими цветками в кистевидных соцветиях характерны для *N. rechingeri* Hedge и для видов подсекции *Podocephalae* (*N. floccosa*, *N. badachschanica* Kudr.) секции *Capituliferae*, а довольно длинные (до 5—8 мм) цветоножки свойственны *N. meyeri* Benth. и *N. hindostana* (Roth) Haines секции *Micranthae*.

Колосовидные соцветия разнообразно представлены у видов секций *Brachystegiae* (Pojark.) A. Budantz., *Spicatae, Sparthonepeta, Micronepeta, Denudatae, Macrostegiae* (Boiss.) Rech. f., *Orthonepeta* и *Subinterruptae*. У большинства видов развиваются относительно короткие (до 1 см дл.) паракладии в нижних, а иногда и в средних частях соцветий. В верхней части ложные мутовки сидячие или почти сидячие (рис. 1, *в, г*). У некоторых видов секций *Spicatae* (*N. podostachys* Benth. и близких к нему видов), *Sparthonepeta* и *Macrostegiae* все парциальные соцветия сидячие.

В отличие от кистевидных соцветий, у которых хорошо развиты междоузлия, колосовидные соцветия у видов рода *Nepeta* могут быть прерывистыми, если расстояние между соседними ложными мутовками не превышает длину последних (рис. 1, *в*), и непрерывными при обратном соотношении (рис. 1, *г*). Прерывистый тирсоидный колос наблюдается у соцветий *N. glutinosa* (секция *Brachystegiae*), *N. italica* L., *N. isaurica* Boiss. et Heldr. ex Benth. (секция *Macrostegiae*), *N. biloba* Hochst. ex Benth., *N. azurea* R. Br. ex Benth., *N. curviflora* Boiss. (секция *Nepeta*), *N. glomerulosa* Boiss., *N. rugosa* Benth. (секция *Sparthonepeta*). Непрерывный тирсоидный колос встречается у видов секций *Macronepeta* (*N. prattii* Levl.), *Spicatae* (*N. coerulescens, N. connata* Royle ex Benth., *N. linearis* Royle ex Benth., *N. nervosa* Royle ex Benth., *N. podostachys, N. mariae* Regel, *N. rivularis* Bornm.), *Micronepeta* (*N. pungens* Bunge), *Macrostegiae* (*N. camphorata* Boiss. et Heldr.), *Setanepeta* (*N. trachonitica* Post, *N. caesarea* Boiss., *N. conferta* Hedge et Lamond), *Subinterruptae* (*N. tuberosa* L., *N. apulei* Ucria ex Guss., *N. algeriensis* Noe) и др. Несмотря на то что расстояние между ложными мутовками в нижней и средней частях соцветия в процессе цветения несколько увеличивается, этот признак важен при диагностике некоторых групп видов, а также на внутривидовом уровне, например при различении подвидов *N. betonicifolia* C. A. Mey.

Сокращение длины главной оси соцветия приводит к переходу от продолговатого тирсоидного колоса к яйцевидному или головчатому (рис. 1, *д*). Такие соцветия характерны для многих однолетников (секции *Micranthae* и *Micronepetae*), а также для некоторых многолетних представителей рода, например для *N. longibracteata* Benth. и *N. lipskyi* Kudr. секции *Glechomanthe* Pojark., *N. pamirensis* Franch. и *N. kokanica* Regel, входящих в состав секции *Spicatae, N. lagopsis* Benth. и *N. amicorum* Rech. f. секции *Sparthonepeta,* а также для большинства видов секции *Denudatae.*

Число развитых цветков в цимоидах как кистевидных, так и колосовидных соцветий колеблется в широком диапазоне — от 20 и более (*N. biloba, N. nuda* L., *N. curviflora, N. woodiana* Hedge, *N. cyanea* и др.) до 3 (*N. subsessilis* S. Moore, *N. brachyantha*) и даже 1 у некоторых экземпляров *N. rugosa.* Однако соцветие последнего вида не является при этом простым, так как в основании цветоножек расположено несколько пар прицветников, в пазухах которых (при нормальном развитии цимоида) закладываются боковые оси.

Между основными рассмотренными типами соцветий видов рода *Nepeta* существуют переходные формы, что позволяет наметить некоторые тенденции к морфологическим преобразованиям соцветий, проявляющимся как на внутривидовом, так и на видовом (в пределах секций) уровнях. Переход от генеративных побегов к паракладиям и далее к колосовидному и головчатому соцветиям прослеживается у разных растений *N. cephalotes* Boiss. (секция *Denudatae*), *N. spathulifera* Benth. (секция *Micronepeta*) и *N. ispahanica* Boiss. (секция *Micranthae*) (рис. 2). У этих видов листья и короткие вегетативные побеги развиваются лишь в основании стеблей, а цветки, собранные в головчатые или яйцевидные соцветия, отделены от вегетативной части побега более или менее длинным безлистным цветоносом. Иногда при этом в средней части стебля образуются генеративные побеги с одной или двумя парами листьев. В процессе редукции как листьев, так и осей боковых побегов генеративные побеги преобразуются в паракладии, длина которых также постепенно сокращается. В результате самая нижняя ложная мутовка становится значительно удаленной от основной части соцветия (что можно наблюдать у многих видов рода,

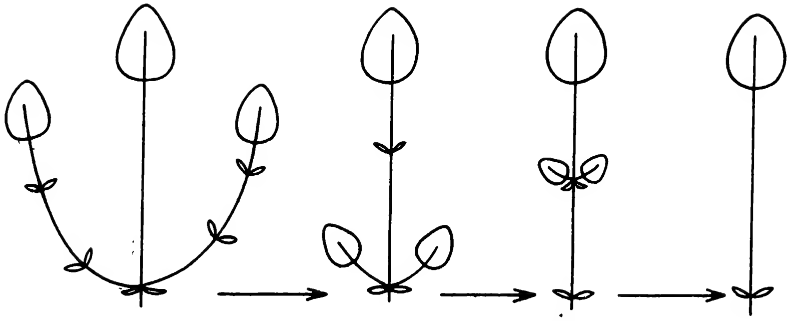


Рис. 2. Схема преобразования генеративных побегов в паракладии с переходом к головчатому соцветию.

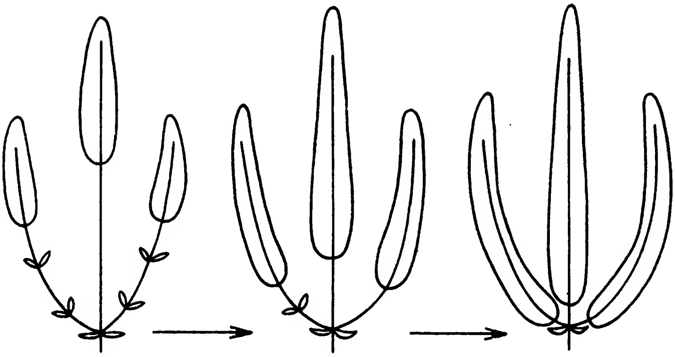


Рис. 3. Схема преобразования генеративных побегов в паракладии с образованием двойного тирсоидного колоса.

особенно у видов с плотными колосовидными или головчатыми соцветиями). У некоторых экземпляров *N. cephalotes* соцветие разделено на базальную (производное бокового генеративного побега) и апикальную части парой стеблевых листьев. Аналогичные процессы преобразования боковых генеративных побегов в паракладии можно наблюдать и у *N. cilicia* Boiss. et Benth. из секции *Schizocalyx.* У *N. algeriensis* Noe и *N. apulei* (секция *Subinterruptae*) с довольно длинным прерывистым колосовидным соцветием встречается переход боковых генеративных побегов, которые образуются в верхней части стебля, к боковым осям соцветия с образованием двойного тирсоидного колоса (рис. 3).

Морфологические преобразования соцветий в пределах видов одной секции также, вероятно, проходили в направлении редукции паракладиев и боковых осей. Так, например, у видов секции *Schizocalyx* прослеживается ряд — от рыхлого, кистевидного соцветия с длинными паракладиями и цимоидами с хорошо развитыми осями, представляющими собой двойные извилины (*N. teucriifolia*), к относительно более плотному колосовидному соцветию с короткими паракладиями и редуцированными осями (*N. obtusicrena* Boiss. et Kotschy ex Hedge). Промежуточными звеньями этого ряда могут быть соцветия *N. trautvetteri* Boiss. et Buhse, *N. macrosiphon* Boiss. и *N. lamiifolia* Willd. Соцветия видов секции *Denudatae* могут послужить примером перехода от кистевидного соцветия (*N. denudata*) к прерывистому колосовидному (*N. prostrata* Benth.) и далее к головчатому (*N. cephalotes, N. eremokosmos* Rech. f., *N. monocephala* Rech. f., *N. gloeocephala* Rech. f., *N. lasiocephala* Benth. и *N. shahmirzadensis*). Следует заметить, что головчатые соцветия встречаются в основном у высокогорных видов данного рода, в то время как кистевидные — преимущественно у видов низкогорий и среднегорий. Аналогичный переход от кистевидного соцветия к колосовидному можно проследить и у видов секции *Capituliferae*, представители которой по признаку строения соцветий составляют 2 подсекции: *Podocephalae*, куда входят *N. floccosa* и *N. badachschanica* с кистевидными соцветиями, и *Apodocephalae* Pojark., виды которой (*N. olgae* Regel и *N. ladanolens* Lipsky) отличаются прерывистыми колосовидными соцветиями. При этом некоторые формы *N. olgae* отличаются от типичных развитием относительно длинных паракладиев, в то время как цимоиды *N. ladanolens* большей частью сидячие или почти сидячие.

Основные типы соцветий, указанные для видов рода *Nepeta*, встречаются также и у видов других родов трибы *Nepeteae*. Так, соцветие типа «тирсоидная кисть полузонтиков» характерно для *Lophanthus sessilifolius* (Bunge) Levin, *L. dschuparensis* (Bornm.) Levin, *L. laxiflorus* (Benth.) Levin, *L. depauperata* (Benth.) Levin, для рода *Drepanocaryum* Pojark., единственный вид которого *D. sewertzovii* (Lipsky) Pojark. наиболее близок к *Nepeta micrantha*, а также для *Kudrjaschevia jacubi* (Lipsky) Pojark., *Hymenocrater longiflorus* Benth. и некоторых видов рода *Agastache* Clayt. Причем у видов *Agastache* секции *Brittonastrum* (Briq.) Lint et Epling с кистевидными соцветиями цимоиды представляют собой двойные извилины (Sanders, 1987). Колосовидные соцветия встречаются у представителей родов *Lallemantia* Fisch. et Mey., *Dracocephalum* L., *Cedronella* Moench, *Schizonepeta* Briq., а также у большинства видов *Agastache* и *Hymenocrater* Fisch. et Mey. При этом, например, внутри рода *Dracocephalum*, второго по числу видов в трибе, у высокогорных видов соцветия, как правило, непрерывные, плотные, переходящие к яйцевидным и головчатым (*D. stamineum* Kar. et Kir., *D. imberbe* Bunge, *D. aitchisonii* Rech. f. и др.), в то время как у степных и полупустынных видов (*D. thymiflorum* L., *D. moldavica* L., *D. foetidum* Bunge) соцветия прерывистые и относительно более длинные. Прерывистый тирсоидный колос характерен также и для полупустынных видов рода *Lallemantia*, наиболее близкого к *Dracocephalum*. Наконец, у таких родов, как *Glechoma* L., *Marmoritis* Benth. и *Suzukia* Kudo, цветки (одиночные или собранные в простые дихазии) расположены в пазухах верхних стеблевых листьев, которые как по форме, так и по размерам едва отличаются от листьев в средней и нижней частях побегов.

Процессы редукции длины паракладиев и осей тирсоидных соцветий, характерные для рода *Nepeta* и некоторых других представителей трибы *Nepeteae*, описаны для многих родов из различных семейств (Грудзинская, 1966; Федоров, Артюшенко, 1979). Внутри семейства губоцветных переход от тирсоидной кисти к тирсоидному колосу проиллюстрирован на примере нескольких видов рода *Salvia* L. (Troll, 1964), у которого конечным звеном этих преобразований является простое кистевидное соцветие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грудзинская И. А. Соцветия видов *Ulmus* L. (Формирование, строение и некоторые вопросы эволюции) // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 15—27. — *Меницкий Ю. Л.* *Lamiaceae* // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. Т. 8. С. 7—163. — *Пояркова А. И.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 286—437. — *Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с. — *Hedge I. C., Lamond J. M.* Studies in the Flora of Afganistan. VII. *Labiatae*: Lam.—end // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—163. — *Hedge I. C., Lamond J. M.* *Nepeta* L. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 264—289. — *Rechinger K. H.* *Nepeta* L. // Flora Iranica. Graz, 1982. N 150. P. 108—216. — *Sanders R. W.* Taxonomy of *Agastache* Section *Brittonastrum* (*Lamiaceae — Nepeteae*) // Systematic Botany Monographs. 1987. Vol. 15. P. 1—92. — *Troll W.* Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationkorpers. Bd 1. Jena: Fischer, 1964. 615 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 I 1992

УДК 634.71:631.524.5

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

В. А. Высоцкий, М. Т. Упадышев

МОРФОЗЫ ПРИ КЛОНАЛЬНОМ МИКРОРАЗМНОЖЕНИИ *RUBUS OCCIDENTALIS* И *RUBUS FRUTICOSUS* (*ROSACEAE*)

V. A. VYSOTSKY, M. T. UPADYSHEV. MORPHOSES IN CLONAL MICROREPRODUCTION OF *RUBUS OCCIDENTALIS* AND *RUBUS FRUTICOSUS* (*ROSACEAE*)

Изучены особенности появления морфозов при клональном микроразмножении *Rubus occidentalis* и *R. fruticosus*. Показана зависимость числа морфозов на растении и частоты их возникновения от срока изоляции и происхождения эксплантатов, вида стерилизующего вещества, длительности и условий культивирования in vitro. Высказаны предположения о причинах появления морфозов.

Клональное микроразмножение растений сегодня становится стандартным приемом, позволяющим в кратчайшие сроки получать значительное количество посадочного материала от единичных экземпляров. Хотя в последнее время на основании обширного экспериментального материала показано, что при соблюдении определенных условий в процессе микроразмножения можно обеспечить высокую генетическую стабильность (Martin, 1980; Hedtrich et al., 1980; Бутенко, 1982; Swartz et al., 1983; Schimmelpfeng, 1983; Острейко, Дроздовский, 1987), возникающие морфологические изменения требуют тщательного анализа. Как известно, такие отклонения от нормы могут не только явиться следствием генетических изменений, но и носить эпигенетический характер. Последние часто обозначаются как морфозы.

Различные морфозы отмечались при культивировании in vitro бегонии (Margara, Piollat, 1982; Margara, Phelouzat, 1984), винограда (Srinivasan, Mullins, 1981), томатов (Латыпов, 1984), а их возникновение и форма зависели от влияния внутренних и внешних факторов. Так, повышенная температура (35 °C) при микроразмножении винограда способствовала появлению цветкоподобных структур, в то время как в культуре при 27 °C аналогичные структуры не выявлялись (Barlass et al., 1981). У сеянцев ряда плодовых культур (яблони, вишни и некоторых других), выращенных из семян, не прошедших стратификацию, отмечалось формирование бесхлорофилльных образований (Острейко, 1985).

Разницу между морфозами и мутациями иногда определить довольно трудно. Считается, что морфозы исчезают в ходе вегетативного размножения, однако этот процесс часто весьма растянут во времени. В настоящей работе мы попытались оценить частоту возникновения морфозов при клональном микроразмножении малины черной *Rubus occidentalis* L. и ежевики *R. fruticosus* L. в зависимости от различных факторов культивирования и проследить за ними после переноса растений в нестерильные условия.

Материал и методика

Эксплантаты для введения в культуру отбирали от 2—5-летних растений малины черной сорта Кумберленд, ежевики сортов Торнфри, Краснодарская-2 и малино-ежевичных гибридов. В качестве стерилизующих растворов применяли гипохлорит натрия с содержанием активного хлора 0.4% (экспозиция 15 мин), смесь 30%-й перекиси водорода и 96%-го этилового спирта в соотношении 1 : 1 (экспозиция 10 мин), 0.1%-ю сулему (экспозиция 10 мин). После поверхностной стерилизации в растворах стерилизующих веществ, 3—4-кратной промывки в дистиллированной воде и обновления срезов эксплантаты помещали на поверхность агаризованных сред с макро- и микроэлементами, по Мурасиге—Скугу (Murashige, Skoog, 1962), Андерсону (Anderson, 1980), Гамборгу и др. (Gamborg et al., 1968), Ли и де Фоссарду (Lee, Fossard, 1975). В указанные среды добавляли следующие компоненты: тиамин, пиридоксин, никотиновую кислоту — по 0.5 мг/л, аскорбиновую кислоту — 1.0, инозит — 100, глицин — 2.0, сахарозу — 30 000 мг/л, а также регуляторы роста. Изучали эффект кинетина, 6-бензиламинопурина (6-БАП), зеатина, 2-изопентениладенина (2-iP), абсцизовой (АБК) и гибберелловой (ГК) кислот, вводимых в питательные среды до автоклавирования.

Изучали действие света разного спектрального состава: белого (лампа ЛД-80), синего (ЛС-65), красного (ЛК-65) и зеленого (макетная лампа).

На питательные среды высаживали почки размером 2—4 мм и меристематические верхушки 0.3—0.5 мм. Культивирование проводили при 16-часовом фотопериоде, температуре 23—25 °С, освещенности 2000—3000 лк. В отдельных вариантах температуру повышали до 32—37 °С.

Статистическую обработку данных проводили по Б. А. Доспехову (1973).

Результаты и обсуждение

Начало роста эксплантатов после введения в культуру наблюдали через 7—10 сут. Через 3—4 недели эксплантаты образовывали розетки, состоящие из 8—18 листьев. После пересадки на свежую среду на каждом эксплантате формировалось от 2 до 6 почек. Появление морфозов иногда отмечали уже на этапе введения, хотя чаще — при последующем культивировании.

Наблюдаемые нами в культуре тканей *Rubus occidentalis* и *R. fruticosus* морфозы представляли собой белые бесхлорофилльные образования размером 0.5—2 мм, по форме напоминающие лепестки цветка. Иногда такие образования формировались на краях листьев, в местах перехода листовой пластинки в черешок, причем листья с морфозами часто имели удлиненный примерно в 2 раза по сравнению с нормой черешок. В ряде случаев черешок заканчивался не листовой пластинкой, а такой измененной структурой. Иногда имело место образование побегов с удлиненными междоузлиями, на верхушках которых, реже в средней и нижней частях побега развивались структуры, напоминающие отдельные части цветка.

Описанные морфозы, несмотря на внешнее сходство, нельзя назвать цветком, поскольку в них отсутствовали тычинки и пестики.

На появление морфозов оказывали влияние многие факторы: срок взятия и происхождение эксплантатов, вид стерилизующего раствора, длительность и условия культивирования и др.

При взятии эксплантатов малины черной в 1-ю декаду июня морфозы отсутствовали как на этапе введения, так и в 1-м пассаже, в то время как при изоляции эксплантатов в более поздний период (в 3-й декаде июля) уже на этапе введения у 66.7% растений образовывались морфозы. Возможно, это связано с фазами развития исходных растений: если первый срок взятия соответствовал фазе начала роста побегов, то второй — фазе плодоношения. Вместе с тем нельзя отрицать как возможную причину резкую смену температур, которая могла стимулировать появление морфозов во втором случае, так как температура воздуха в полевых условиях в конце июля была около 18—20 °С, а эксплантаты культивировали при температуре 32—37 °С. Эксплантаты же, взятые в начале июня, выращивали при температуре 23—25 °С.

Наибольшую частоту возникновения морфозов отмечали после стерилизации почек в смеси 30%-й перекиси водорода и 96%-го этилового спирта (1 : 1) (табл. 1). Указанный стерилизующий раствор оказывал довольно жесткое воздействие на эксплантаты, что, возможно, и послужило причиной появления большого числа морфозов.

Различия между исходными клонами малины черной, с которых заготавливались почки для введения в культуру, также влияли на появление морфозов: если у одного клона они возникали через 7 мес культивирования, то у другого — через 12.

У ежевики и малино-ежевичных гибридов морфозы появлялись у единичных растений, тогда как для черной малины было характерно почти массовое их обра-

ТАБЛИЦА 1

Влияние стерилизующих растворов на частоту появления и число морфозов при микроразмножении малины черной (среда Мурасиге—Скуга, 1-й пассаж)

Показатели	Стерилизующий раствор, концентрация и экспозиция		
	гипохлорит натрия 0.4%-й, 15 мин	перекись водорода 30%-я + этиловый спирт 96%-й (1 : 1), 10 мин	сулема 0.1%-я, 10 мин
Растения с морфозами, %	16.7(b)	50.0(a)	0(b)
Число морфозов, шт/растение	0.5(a)	0.75(a)	0(a)
Длина побегов, мм	41.4	51.7	18.0
Число листьев, шт	14.5	20.2	10.9
Число почек, шт	2.3	3.5	1.7

Примечание. В этой и следующих таблицах одинаковые буквы в скобках указывают на отсутствие существенных различий при 5%-м уровне значимости.

ТАБЛИЦА 2

Частота появления морфозов у растений черной малины в зависимости от числа пассажей культивирования на среде для размножения (среда Мурасиге—Скуга + 6-БАП, 1 мг/л)

Пассаж	Растения с морфозами, %	Число морфозов, шт/растение	Длина побегов, мм	Число листьев, шт	Число почек, шт
1-й	0(d)	0(c)	15.3	17.2	3.1
2-й	0(d)	0(c)	28.7	19.1	3.7
3-й	20.0(c)	0.6(b)	21.0	19.2	4.8
5-й	42.9(b)	0.7(b)	10.1	9.8	2.3
6-й	66.7(a)	1.5(a)	18.1	9.9	3.1

ТАБЛИЦА 3

Зависимость числа морфозов и частоты их появления у растений черной малины от минерального состава питательной среды (6-БАП, 1 мг/л)

Показатели	Пассаж культивирования	Питательная среда			
		1	2	3	4
Растения с морфозами, %	1-й	30.0(a)	25.0(a)	20.0(a)	16.7(a)
	2-й	16.7(bc)	53.3(a)	26.7(b)	6.7(c)
Число морфозов, шт/растение	1-й	0.3(a)	0.6(a)	0.2(a)	0.2(a)
	2-й	0.2(bc)	0.7(a)	0.3(b)	0.1(c)
Длина побегов, мм	1-й	8.6	26.8	6.9	11.3
	2-й	9.7	19.3	7.2	16.6
Число листьев, шт	1-й	8.3	11.1	7.3	11.5
	2-й	7.4	9.4	6.1	11.3
Число почек, шт	1-й	1.8	3.1	1.8	2.4
	2-й	2.3	3.3	2.1	3.5

Примечание. Питательная среда: 1 — Мурасиге—Скуга, 2 — Андерсона, 3 — Гамборга и др., 4 — Ли и де Фоссарда.

зование. Возможно, это объясняется большей пластичностью растений малины и большей изменчивостью морфологии ее органов под влиянием внешних условий по сравнению с ежевикой. Об этом может свидетельствовать и тот факт, что подобные морфозы часто появлялись на растениях малины после длительной термообработки.

Частота возникновения морфозов зависела и от способа размножения исходных растений. При получении проростков из семян малины черной, не прошедших стратификацию, морфозы были отмечены у 16.7% растений, что в 4 раза меньше числа морфозов у растений, полученных из вегетативных почек.

С увеличением числа пассажей культивирования наблюдали увеличение частоты появления морфозов (табл. 2).

Кроме того, число морфозов зависело и от длительности культивирования между 2 пересадками. Так, после проведения 6-го пассажа по мере увеличения длительности культивирования от 37 до 97 сут среднее число морфозов на растении возрастало в 4, а частота появления — в 1.5 раза.

Возникновение морфозов зависело также от минерального состава используемой питательной среды. На этапе введения в культуру эксплантатов малины черной морфозы были отмечены у единичных растений на средах Мурасиге—Скуга и Гамборга, в то время как на средах Ли и де Фоссарда и Андерсона морфозы отсутствовали. После 1-й пересадки на среду для размножения различия между вариантами по проценту растений с морфозами и числу морфозов на растении были несущественными (табл. 3). Во 2-м пассаже культивирования наибольшее число морфозов формировалось у растений на среде Андерсона. Эта же среда обеспечивала и достаточно хорошее вегетативное развитие растений. В 5-м пассаже при культивировании в течение 1 мес наибольшее число морфозов также отмечали на среде Андерсона. При увеличении длительности культивирования до 3 мес лучшее развитие растений и максимальное число растений с морфозами отмечали на более богатой по содержанию питательных веществ среде Мурасиге—Скуга.

При уменьшении в 2 раза или увеличении в 1.5 раза в среде Мурасиге—Скуга концентрации азотнокислого калия происходило заметное ингибирование развития эксплантатов: коэффициент размножения снижался соответственно в 1.9 и 2.1 раза. При этом в обоих случаях морфозы отсутствовали, в то время как у 30% эксплантатов, растущих на питательной среде с обычной концентрацией азотнокислого калия (1900 мг/л), формировались морфозы.

С включением в состав среды Мурасиге—Скуга увеличенной в 2 раза дозы хелата железа (10 мл/л) по сравнению со стандартной дозой (5 мл/л) повышался коэффициент размножения и стимулировался рост процента растений с морфозами в 3.5 раза, а среднее число морфозов на растении увеличивалось в 5.3 раза.

ТАБЛИЦА 4

Влияние регуляторов роста на появление морфозов у малины черной (среда Мурасиге—Скуга)

Показатели	Регуляторы роста (концентрация, мг/л)				
	6-БАП (1.0)	кинетин (0.5)	АБК (0.0025)+ +ГК (0.1)	2-iP (10.0)	зеатин (0.5)
Растения с морфозами, %	20.0(b)	83.3(a)	84.2(a)	12.5(bc)	6.7(c)
Число морфозов, шт/растение	0.6(c)	4.7(a)	2.0(b)	0.12(cd)	0.07(d)
Длина побегов, мм	41.0	45.0	16.4	22.5	20.1
Число листьев, шт	17.2	9.8	5.3	8.9	9.5
Число побегов, шт	5.0	2.5	1.4	1.9	2.1

Регуляторы роста оказывали заметное влияние на появление морфозов (табл. 4).

Наибольшее число морфозов и растений с морфозами (в %) возникало на питательной среде с использованием кинетина, а также смеси абсцизовой и гибберелловой кислот. Такие цитокинины, как зеатин и 2-iP, ингибировали процесс образования морфозов.

Число морфозов зависело и от спектрального состава применяемого света (табл. 5).

Красный свет, способствуя лучшему развитию надземной и корневой систем растений, индуцировал образование наибольшего числа морфозов. При зеленом свете способность побегов к ризогенезу угнеталась, поэтому число морфозов было минимальным.

ТАБЛИЦА 5

Зависимость числа морфозов от спектрального состава света при укоренении побегов малины черной (β-индолилмасляная кислота, 0.75 мг/л)

Показатели	Свет			
	белый	красный	синий	зеленый
Число морфозов, шт/растение	0.8(ab)	0.9(a)	0.7(b)	0.1(c)
Длина побегов, мм	31.9	52.0	26.4	35.3
Число листьев, шт	6.6	7.4	6.1	7.2
Длина корней, мм	82.2	122.2	98.5	62.2
Число корней, шт	6.0	9.4	8.6	5.2

ТАБЛИЦА 6

Среднее число морфозов и частота их появления в зависимости от наличия корней у культивируемых эксплантатов малины черной

Показатели	Побеги без корней	Побеги с корнями
Растения с морфозами, %:		
через 1 мес	66.7(a)	100(a)
через 3 мес	100(a)	100(a)
Число морфозов, шт/растение:		
через 1 мес	1.2(b)	2.3(a)
через 3 мес	2.3(b)	8.3(a)

На побегах без корней морфозов образовывалось меньше, чем на побегах с корнями (табл. 6). Возможной причиной этого является то, что растения с корнями потребляют питательные вещества из среды быстрее, чем растения без корней. Вместе с тем нельзя исключить и возможность того, что синтезируемые корнями вещества, в частности гормональной природы, могли влиять на увеличение числа морфозов. Так, в данном случае можно предположить наличие суммирующего эффекта цитокининов, синтезируемых корнями, и ауксинов, вводимых в состав питательной среды.

Следует отметить, что на этапе микроразмножения при субкультивировании побегов с морфозами в одних случаях происходила регенерация обычных побегов, а в других формировались лишь побеги с морфозами. Последнее, по-видимому, свидетельствует о достаточно глубоких изменениях в меристематических клетках, которые в этих условиях были не способны к формированию вегетативных органов.

После высадки растений с морфозами в нестерильные условия у небольшой части растений морфозы оставались в течение 1—2 мес, хотя у большинства растений происходила их элиминация. При дальнейшем выращивании растений в теплице или на открытом грунте морфозы исчезали полностью.

Этот факт, а также вышеприведенные данные позволяют предположить, что в основном именно специфичные условия культивирования растений на питательных средах способствуют появлению морфозов. В связи с этим возникает вопрос: индуцируются ли морфозы непосредственно условиями культуры как новообразования или условия культуры способствуют внешнему проявлению в виде морфозов каких-либо качественных изменений, происшедших еще в исходных растениях?

По-видимому, появление морфозов связано с действием не какого-то одного, а целого комплекса факторов. Как было нами показано, частота появления растений с морфозами и среднее число морфозов на растении зависели от видовых и индивидуальных особенностей растений, сроков взятия эксплантатов, типа стерилизующего раствора, регуляторов роста, минерального состава среды, числа пассажей, продолжительности культивирования в пассаже и качества света. Нельзя исключить и возможность действия таких факторов, как температура и влажность. Известно, что в природе появление морфозов часто связано с действием ряда факторов (повышенных температур, супермутагенов и т. п.). На основании этого можно предположить, что морфозы появляются в результате нарушения процесса реализации генетической информации. Да и в наших экспериментах действие на эксплантаты жестких стерилизующих веществ приводило к развитию морфозов уже на первых этапах культивирования.

Весьма убедительное объяснение появления морфозов приведено в цитоклональной теории онтогенеза, согласно которой в апикальной меристеме могут быть как нормальные, так и дефектные клетки (Острейко, 1985). При тех или иных воздействиях, например, стерилизующих веществ или повышенных температур дефектные клетки могут получать возможность более быстрого размножения, чем нормальные, что и приводит к формированию морфозов. С позиции этой теории появление морфозов можно рассматривать как внешнее проявление гетерогенности клеток растительного организма.

Пока не представляется возможным выделить некоторые факторы, оказывающие наибольшее влияние на появление морфозов.

Карл Линней (Linnaeus, 1751) отмечал, что скудость питания вызывает превращение листьев в цветки. Полученные нами данные in vitro большей частью не подтверждали этого положения, ибо на оптимальных средах, обеспечивающих наилучшее развитие эксплантатов, очень часто, хотя и не всегда, число морфозов было максимальным.

Возникновение морфозов можно рассматривать и как ответную реакцию растительного организма на изменение условий окружающей среды. При этом ответная реакция чаще всего направлена на преодоление или устранение влияния тех или иных факторов, мешающих нормальному процессу развития растения.

Известно, что в культуре тканей наряду с феноменом реювенилизации происходит и старение тканей растения. В условиях, обеспечивающих наибольший прирост вегетативной массы, чаще всего происходят достаточно быстрое старение растений, отмирание побегов и их полная гибель. Возможно, в связи с образованием морфозов, особенно на верхушках побегов, ограничивается вегетативный рост растения, а следовательно, замедляются процессы отмирания и удлиняется период жизнеспособности. Площадь листовой поверхности резко сокращается, так как часто на метаморфизированных побегах почти отсутствуют листья. При этом снижаются потребность растения в питательных веществах и интенсивность транспирации.

Таким образом, в результате проведенных экспериментов получены данные, позволяющие выявить определенные зависимости между частотой появления морфозов и воздействием наиболее часто встречающихся in vitro факторов. Правильный подбор этих факторов позволит проводить размножение in vitro без снижения потенциального коэффициента размножения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутенко Р. Г. Культура клеток и тканей растений в практической генетике и селекции // Докл. ВАСХНИЛ. 1982. № 7. С. 5—7. — *Доспехов Б. А.* Методика опытного дела. М.: Колос, 1973. 336 с. — *Латыпов С. А.* Особенности морфогенеза томатов in vitro при несбалансированности физиологически активных компонентов среды // Матер. Всесоюз. симп. «Физиолого-биохимические механизмы регуляции адаптации реакций растений и агрофитоценозов». Кишинев, 1984. С. 48—49. — *Острейко С. А.* Роль естественного отбора в онтогенезе растений (основы цитоклональной теории онтогенеза) // Физиол. раст. 1985. Т. 32. № 3. С. 585—604. — *Острейко С. А., Дроздовский Э. М.* О генетической и фенотипической стабильности при культуре растений in vitro // Плодоовощное хозяйство. 1987. № 12. С. 30—31. — *Anderson W. C.* Tissue culture of red and black raspberries, *R. idaeus* and *R. occidentalis* // Acta Hort. 1980. Vol. 112. P. 13—20. — *Barlass M., Skene K. G. M., Clingeleffer P. R.* Studies on the fragmented shoot apex of grapevine. III. A scanning electron microscope study of adventitious bud formation in vitro // J. Exp. Bot. 1981. Vol. 32. N 130. P. 1079—1083. — *Gamborg O. L., Miller R. A., Ojima K.* Nutrient requirements of suspension cultures of soybean root cells // Exp. Cell Res. 1968. Vol. 50. P. 151—158. — *Hedtrich C. M., Feucht W., Schimmelpfeng H.* Pathogeneliminierung und Vermehrung von Himbeer durch Meristemspitzen-Kulturen // Erwerbs-Obstbau (Berlin). 1980. Bd 22. H. 7. S. 159—163. — *Lee E. C. M., Fossard R. A.* Regeneration of strawberry plants from tissue cultures // Int. Plant. Prop. Soc. (Comb. Proc.). 1975. Vol. 25. P. 277—285. — *Linnaeus C.* Philosophia botanica. Stockholmia, 1751. 326 p. — *Margara J., Phelouzat R.* Structure et ontogénèse des néoformations observées in vitro sur le petale de *Begonia elatior* // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 12. P. 2798—2803. — *Margara J., Piollat M.-T.* Influence de divers facteurs sur l'organogènese observée in vitro á partir de pétales de *Begonia elatior* // C. R. Acad. Sci. 1982. Ser. 3. Vol. 294. N 3. P. 181—184. — *Martin C.* La multiplication végétative in vitro: une technique de pointe au service de l'agriculture // C. R. Acad. Agr. France. 1980. Vol. 66. N 8. P. 629—634. — *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. N 3. P. 473—497. — *Schimmelpfeng H.* Himbeerpflanzen aus Gewebekulturen — Erfahrungen bei der Weiterkultur und im praktischen Anbau // Obstbau (Bonn). 1983. Bd 8. H. 7. S. 321—324. — *Srinivasan C., Mullins M. G.* Modification of leaf formation by cytokinin and chlormequat (CCC) in vitis // Ann. Bot. 1981. Vol. 48. N 4. P. 529—534. — *Swartz H. J., Galletta G., Zimmerman R. H.* Field performance and phenotypic stability of tissue culture-propagated Thornless blackberries // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1983. Vol. 108. P. 285—290.

Научно-исследовательский зональный институт
садоводства Нечерноземной полосы
Москва

Получено 10 VII 1991

УДК 582.998 (571.6)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

Д. Д. Басаргин

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТЬ *SAUSSUREA OXYODONTA* (*ASTERACEAE*)

D. D. BASARGIN. THE TAXONOMICAL IDENTITY OF *SAUSSUREA OXYODONTA* (*ASTERACEAE*)

Проводятся и обсуждаются новые данные о таксономической самостоятельности *Saussurea oxyodonta*. Рассматриваются вопросы биоморфологической дифференциации и результаты сравнительно-хроматографического изучения содержания в растениях флавоноидных соединений. На основе общей таксономической характеристики *S. oxyodonta* сделан вывод о неправомерности низведения этого вида до ранга разновидности *S. nuda*.

Начало изучения систематики и таксономии *Saussurea oxyodonta* Hult. восходит к середине XIX в. и связано с именем Ф. Гердера (F. Herder). В его монографической обработке рода *Saussurea* DC. Сибири и Дальнего Востока (Herder, 1868) содержатся сведения о соссюрее Ледебура *S. ledebouri* Herd. В составе этого вида Гердером выделена (без описания признаков) разновидность *γ. Kruhseana*, которая позднее была описана как *S. oxyodonta* Hult. (Hultén, 1930). Наиболее полная информация о *S. oxyodonta* содержится во «Флоре СССР» (Липшиц, 1962). О распространении этого вида имеются следующие сведения: «Сырые луга, моховые болота, тундрочки, березовые леса, заросли кустарников, галечниковая пойма. — Дальн. Восток: Анад., Камч., Сах. (Курильские острова). Эндем. Описан с Камчатки. Тип в Стокгольме» (Липшиц, 1962 : 489). В своей последней монографической работе С. Ю. Липшиц (1979) не упомянул Анадырский флористический район, но указал Восточную Сибирь.

Однако флористические находки Ю. П. Кожевникова (1976) явились подтверждением первоначального сообщения Липшица (1962). В заметках Кожевникова (1976 : 261) указаны конкретный географический пункт и место сбора

S. oxyodonta: «Гора Дионисия близ г. Анадыря, низкокустарниковые заросли *Betula exilis* Sukacz. и *Rhododendron aureum* Georgi, среди крупных куртин ольховника в злаковых луговинах на пологих склонах». Это крайнее северо-восточное местонахождение вида. Распространение *S. oxyodonta* на Дальнем Востоке, по В. Н. Ворошилову (1982 : 575): «Охотия, Камчатка, Курилы (сев.)», по «Определителю высших растений Якутии» (1974 : 494): «Пойменные березовые и ивовые леса, заросли кустарников. Редко (Яно-Инд., пос. Усть-Нера)». В отношении хорологической характеристики *S. oxyodonta* необходимо отметить, что ареал исследуемого вида охватывает участки территорий в притихоокеанской части северо-востока Азии (северные острова Курильской гряды, отдельные районы п-ова Камчатка, юго-восточную часть Магаданской обл. и далее на северо-восток до Чукотки). Сведения о распространении вида в Восточной Сибири являются сомнительными, о чем свидетельствуют результаты изучения коллекционных материалов в отечественных гербариях (LE, MHA, MW, MOSM, NS, VLA и др.). Некоторая неясность в сведениях об ареале *S. oxyodonta* в значительной мере обусловлена тем, что этот вид нередко смешивают с другими видами, особенно с *S. nuda* Ledeb. из-за наличия многих признаков сходства. Поэтому в данной работе нашими основными задачами являются изучение видоспецифичности *S. oxyodonta* и в связи с этим обсуждение некоторых вопросов, относящихся к таксономии соссюрей северо-востока Азии.

Соссюрея острозубчатая *S. oxyodonta* (subgen. *Saussurea*, sect. *Saussurea*, subsect. *Saussurea*, ser. *Foliosae* Lipsch.) и соссюрея голая *S. nuda* (sect. *Depressae* Clarke) значительно отличаются друг от друга по многим признакам. Тем не менее в гербариях иногда встречаются неправильные определения этих видов, т. е. primo aspectu их не различают. Особенно часто это происходит в тех случаях, когда ботанические сборы проведены в местах, находящихся в полосе симпатрии рассматриваемых видов. Затрагиваемая ситуация находит определенное отражение также и в неуверенной позиции Липшица (1962 : 518): «*S. nuda*, как мне кажется, генетически наиболее близка к *S. oxyodonta*...», т. е. автор не усматривает значительного таксономического расстояния между видами.

Для сравнения *S. nuda* и *S. oxyodonta* нами были составлены 2 цифровых дескриптора соответственно по 30 гомологичным признакам, указанным в диагнозах Липшица (1962). Признаки записаны по порядку ряда натуральных чисел, знаками «+» и «—» помечена их экспрессивность. В результате такого элементарного сравнения оказалось, что по своим параметрам 52% признаков не совпадают. Менее чем «половинное» сходство *S. oxyodonta* и *S. nuda* является основанием для несогласия с тем, что эти виды генетически близки. При этом они явно различаются по такому важнейшему таксономическому признаку, как наличие—отсутствие пленок на цветоложе растений. (У *S. nuda* цветоложе голое, пленки всегда отсутствуют, а у *S. oxyodonta* цветоложе всегда пленчатое). Видовой эпитет «nuda» как бы символизирует то существенное и главное, чем отличается *S. nuda* как представитель секции *Depressae* от всех представителей других секций рода.

Рассмотрим несколько подробнее вопрос о том, как формальный видовой эпитет «oxyodonta» (острозубчатая) соответствует действительности. У многих соссюрей острозубчатость края листовой пластинки — широко распространенный признак, но его вариабельность видоспецифична. В рассматриваемом нами случае эпитет oxyodonta не отражает основной черты вида *S. oxyodonta*, он служит в основном в качестве некоей необходимой символики. Однако изменчивость признака oxyodonta в природных популяциях растений, несомненно, представляет таксономический интерес. В связи с такой постановкой вопроса мы провели in situ наблюдения за изменчивостью и разнообразием признака oxyodonta в популяциях растений *S. oxyodonta* северных островов Курильской гряды (Парамушир, Шумшу). В результате полевых наблюдений выявлены следующие варианты морфоструктуры края листовых пластинок: 1) цельнокрайные (обычно верхние стеблевые листья); 2) края пластинки с редкими шипиками, некоторые шипики желёзкоподобного характера; 3) зубчики с шипиком; 4) зубчики удлиненные или укороченные; 5) край пластинки гребенчатый; 6) зубчики редкие, край пластинки волнистый; 7) край волнистый (как у *S. nuda*), с редкими зубчиками или без таковых; 8) край пильчатый или полупильчатый; 9) зубчики трансформируются в «усики» различной длины; 10) край волнистый, с зубчиками без шипиков или с ними; 11) зубчики образуют сплошной ряд (в этом случае признак oxyodonta выражен максимально); 12) зубчики имеются только на одной стороне пластинки; 13) край ровный и только с шипиками, зубчиков нет; 14) край волнистый, с шипиками, зубчиков нет; 15) зубчиков больше, чем шипиков, или наоборот; 16) край зубчато-пильчатый; 17) по направлению к верхушке пластинки зубчики трансформируются в шипики; 18) в апикальной части края пластинки цельные; 19) зубчики значительно изогнуто-оттянутые; 20) край зубчато-гребенчатый; 21) край зубчато-гребенчатый с шипиками или усиками; 22) край выемчато-зубчатый или гребенчато-зубчато-выемчатый. Таким образом, найдены 22 варианта формы края листовых пластинок. Кроме того, наблюдались и другие переходные элементы. Изменчивость края листовых пластинок находится в прямой зависимости от листорасположения. У растений исследованных популяций имеются 4 основные группы дефинитивных листьев по признакам краевых частей листовых пластинок: 1) неравнозубчатые, 2) более или менее равнозубчатые, 3) полуцельнокрайные, 4) цельнокрайные. Своеобразна экоморфологическая дифференциация листовых пластинок. Например, у северных пределов ареала *S. oxyodonta* листовые пластинки у растений преимущественно узкие, острозубчатость края выражена максимально. У южных пределов ареала картина обратная: пластинки в основном широкие, а признак oxyodonta наименее выражен. Все вышеперечисленные особенности варьирования листовых пластинок не характерны для растений всех популяций *S. nuda*. Тем не менее у растений *S. oxyodonta* и *S. nuda* некоторые варианты полиморфизма дефинитивных листьев имеют сходные черты. Например, нижние стеблевые и прикорневые листья по форме и особенностям изменчивости характеризуются значительной конвергенцией признаков, так же как и средние стеблевые листья у *S. oxyodonta* и *S. pseudotilesii* Lipsch., обитающих в местах со сходными экологическими условиями. На рисунке, который приводит Hultén (1968 : 938), абрис нижних стеблевых листьев *S. nuda* отражает некий фенотипический паттерн, характерный и для растений *S. oxyodonta* различных популяций.

Изучаемую изменчивость мы анализировали на уровне сравнения качественных признаков с учетом экологических флуктуаций. Количественные признаки в отличие от качественных имеют еще более выраженные средовые модификации в фенотипической реализации генотипа. При описании качественных признаков достаточно ограничиться такими простыми характеристиками, как пенетрантность и экспрессивность. При описании изменчивости количественных признаков проблему средовой модификации каждого отдельного признака приходится решать с наибольшей тщательностью и оперировать большими выборками (Гинзбург, 1984; Басаргин, 1988). В нашем случае сравнение *S. oxyodonta* и *S. nuda* по качественному признаку oxyodonta показывает достаточно ясную картину межвидовой границы. У первого вида данный признак максимально выражен, а у второго он фактически отсутствует.

Есть разные позиции в понимании таксонов *S. oxyodonta* и *S. nuda* как сформировавшихся в процессе эволюции не зависящих друг от друга генетических систем. Так, например, Ворошилов (1982 : 575), формально признавая виды *S. oxyodonta* и *S. nuda*, сделал существенную оговорку: «...виды габитуально едва различаются между собой и ареалы у них поглощенные. Не исключено, что это мутационные вариации одного вида». Позднее Ворошилов (1985) объединил виды *S. oxyodonta* и *S. nuda*, введя без комментариев новую номенклатурную комбинацию — *S. nuda* Ledeb. var. *oxyodonta* (Hult.) Worosch. Подобный декларативный способ «закрытия» вида можно отнести к издержкам извечной проблемы «укрупнения» и «дробления» видов (Черепанов, 1973). Изменчивость и дифференциация этих видов слабо изучены (Липшиц, 1960, 1961, 1979), поэтому необходим поиск новых фактов для решения затрагиваемых вопросов.

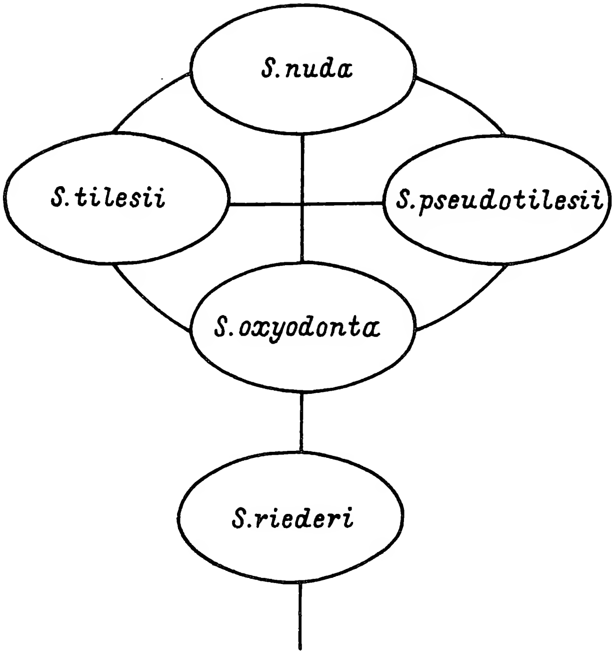
В исследовании *S. oxyodonta* (в сравнении *S. nuda* и *S. pseudotilesii*) наряду с данными о морфологических признаках нами использованы также материалы по изучению некоторых химических признаков растений этого вида. С помощью БХ- и ТСХ-методов было проведено сравнительно-хроматографическое изучение содержания флавоноидных соединений в надземной части растений в фазе цветения. Образцы сырья *S. oxyodonta* собраны в трех пунктах (Сев. Курилы — острова Парамушир и Шумшу; п-ов Камчатка — Елизовский р-н). В сравнительной характеристике таксонов использованы ранее опубликованные данные о химических признаках *S. nuda* и *S. pseudotilesii* (Басаргин, 1985) по материалам, собранным на о-ве Беринга и на Камчатке. Дополнительные данные о *S. nuda* получены на основе изучения материалов, собранных на юге Магаданской обл. (Ольский р-н) и в Хабаровском крае (Аяно-Майский р-н, окр. пос. Аян). В общей сложности в течение 1981—1988 гг. собраны материалы (с повторностями) в разных географических популяциях. В сравнительно-хроматографическом анализе содержания флавоноидов в надземных органах растений (листья, соцветия) использовано более 40 образцов высушенного растительного материала, в том числе 13 образцов сырья *S. oxyodonta*. Экспериментальная часть работы выполнена по стандартной методической схеме (Басаргин, 1985).

Этанольные экстракты, предварительно очищенные петролейным эфиром и хлороформом от сопутствующих липофильных веществ, хроматографировали в разных модификациях опыта в нескольких повторностях. В бумажной хроматографии (бумага «Filtrak» № 15) использовали системы растворителей н.-бутанол—ледяная уксусная кислота—вода (в соотношениях 4 : 1 : 3 и 4 : 1 : 5) и ледяная уксусная кислота—муравьиная кислота—вода (10 : 2 : 3). В тонкослойной хроматографии (пластины «Silufol») для обнаружения гликозидов лучшей оказалась система бензол—метанол—ацетон (4 : 1 : 5). В качестве реактивов для индикации пятен флавоноидных компонентов по цветным реакциям на хроматограммах с применением «свидетелей» использовали 25%-й водный раствор основного уксуснокислого свинца и 5—10%-й спиртовой раствор треххлористого алюминия. На бумажных хроматограммах в фильтрованном УФ-свете обнаруживали до 7—8 флавоноидных компонентов, в том числе флавоны и флавонолы.

В результате сравнения хроматограмм *S. oxyodonta* и *S. pseudotilesii* установлено их значительное сходство (по числу основных пятен и показателям их R_f). Общая сравнительная картина такова: интенсивность окраски хроматографических пятен основных гликозидных компонентов *S. pseudotilesii* оценивается на уровне 2 (++) и 3 (+++) баллов, а *S. oxyodonta* — 1 (+) и 2 (++) баллов, т. е. по количественным соотношениям компонентов *S. oxyodonta* уступает *S. pseudotilesii*, но превосходит *S. nuda*. Как уже было показано ранее (Басаргин, 1985), у *S. pseudotilesii* в числе основных флавоноловых компонентов обнаружены гликозид рутин (Rn-признак) и агликон кверцетин (Qu-признак). Названные компоненты содержатся и в растениях *S. oxyodonta*, но их наличие не установлено у *S. nuda*. Таким образом, сравнение химических признаков наряду с морфологическими свидетельствует о генетической близости *S. oxyodonta* и *S. pseudotilesii*, но не *S. oxyodonta* и *S. nuda*. Отсутствие Rn- и Qu-компонентов и пленок на цветоложе как важнейших признаков-маркеров у растений различных популяций *S. nuda* имеет определяющее значение в интерпретации существенной обособленности этого вида от *S. oxyodonta* и *S. pseudotilesii*. Габитуальное же сходство *S. nuda* и *S. oxyodonta* в сходных экотопах находит свое объяснение в представлениях о факторах параллельной и конвергентной эволюции видов. Выше было отмечено, что Липшиц (1962) высказал предположение о генетической близости *S. nuda* и *S. oxyodonta*. Его мнение мотивируется, очевидно, тем, что в полосе симпатрии спорадически происходит ограниченная гибридизация *S. nuda* × *S. oxyodonta*. Гибриды встречаются крайне редко, у них листья по своей форме имеют сходство с листьями *S. oxyodonta*, но цветоложе полуголое (пленки крайне изрежены).

В сходных тундровых экотопах (сырые луга, моховые болота) в силу конвергенции признаков популяции *S. oxyodonta* и *S. pseudotilesii* максимально близки по морфологическим и химическим признакам. У растений этих видов в сходных экологических условиях на низинных пространствах изменчивость химических признаков достигает некоего равновесия. Полученные хроматограммы внешне весьма слабо отличаются друг от друга. Например, интенсивность окраски основного пятна, соответствующего рутину, у обоих видов оценивается на уровне 2 (++) баллов. Но в горной местности с возрастанием высоты у *S. pseudotilesii* повышается экспрессивность Rn-признака до 3 баллов, а у *S. oxyodonta* этого не наблюдается. Согласно полученным хроматографическим данным, диапазон изменчивости химических признаков *S. oxyodonta* гораздо ýже, нежели у *S. pseudotilesii*. Это можно отчасти объяснить тем, что эвритопность последнего вида более высокого порядка. Растения *S. pseudotilesii* в пределах Камчатки и Командорских о-вов освоили буквально все типы фитоэкосистем. Растения *S. oxyodonta* более стенотопны, в своем распространении тяготеют в основном к сырым лугам в межгорных долинах, на незначительных платообразных возвышенностях и на морских побережьях. В полосе тесных контактов популяций редко встречаются гибридные особи *S. oxyodonta* × *S. pseudotilesii*, по форме листьев напоминающие *S. oxyodonta* (узкие линейные листовые пластинки, 0.6—1 см шир.), а по высоте растений — долинные формы *S. pseudotilesii* (в среднем 50—80 см). На основе сходства *S. oxyodonta* и *S. pseudotilesii* приемлема гипотеза, согласно которой *S. pseudotilesii* является дериватом *S. oxyodonta*. Происхождение эндемичного прогрессирующего на современном этапе эволюции *S. pseudotilesii* (ограниченного в своем распространении территорией Камчатки и Командорских о-вов) связано, вероятно, с тем, что какая-то предковая популяция *S. oxyodonta* в условиях активного камчатского вулканизма под воздействием мутагенных факторов видоизменилась, пройдя в своем микроэволюционном развитии соответствующие пути перестройки функционирования генотипа. Репродуктивная изоляция предковой камчатской популяции *S. oxyodonta* привела к формированию нового вида, обладающего на современном этапе эволюции более мощным адаптационным потенциалом.

Выше частично был затронут вопрос о гибридизационных взаимосвязях *S. oxyodonta* с другими видами. В дополнение к этому уместно отметить другие факты. Например, Липшиц (1962), ссылаясь на фактический материал, упоминает о гибридизации *S. oxyodonta* × *S. riederi* Herd. Во время полевых исследований на Северных Курилах (острова Парамушир и Шумшу) мы находили гибридные формы растений *S. oxyodonta* × *S. riederi*, у которых листовые пластинки такие же, как у *S. oxyodonta*, но компактные соцветия имеют наибольшее сходство с таковыми у *S. riederi*. Оригинальны гибридные формы *S. oxyodonta* × *S. tilesii* (Ledeb.) Ledeb., *S. nuda* × *S. tilesii* и др. Исследования in situ и изучение гербарных материалов показали, что в группе соссюрей северо-востока Азии явления сингамеонии и конвергенции представляют собой классические помехи при идентификации видов. Сравнительно молодые в эволюционном отношении прогрессирующие виды рассматриваемого региона сохранили способность в той или иной мере обмениваться генетическим материалом. Однако эта способность значительно ослаблена на современном этапе эволюции. Спонтанные гибриды соссюрей образуют малочисленные неустойчивые группы, активно вытесняемые родительскими формами, так как не дают потомства. Поэтому сингамеон соссюрей Северо-Восточной Азии является примером весьма хрупкой структуры. Это позволяет различать контуры видоспецифичности соссюрей региона. В настоящее время известны сингамеоны во многих родах растений из различных районов



Структура сингамеона соссюрей (подрод *Saussurea*) северо-востока Азии.

земного шара (Lotsy, 1925, 1931; Грант, 1984), но по шкале классификации сингамеон соссюрей Северо-Восточной Азии можно отнести к числу угасающих факторов эволюции рода. Предполагаемая структура сингамеона соссюрей имеет вид, схематически изображенный на приведенном рисунке, где показано, что *S. oxyodonta* занимает некое центральное положение. Наиболее активные сингамеонные взаимоотношения — по вертикали, а наиболее слабые (или сверхслабые) — по горизонтали, что соответствует *S. tilesii* × *S. pseudotilesii*.

Таким образом, таксономическая видоспецифичность *S. oxyodonta* подтверждается новыми фактическими данными. Этот вид отличается от близкого к нему вида *S. pseudotilesii* по таким морфологическим и химическим признакам, как низкорослость экоморф, узкие листовые пластинки, пониженное содержание флавоноидных соединений, меньший диапазон варьирования (по интенсивности окраски пятен) идентичных хроматографических компонентов. В отличие от *S. oxyodonta* у *S. nuda* цветоложе растений всегда голое (без пленок), «острозубчатость» листовых пластинок не выражена, в надземных органах растений отсутствуют важнейшие флавоноидные компоненты — рутин и кверцетин. Результаты аналитической оценки совокупности данных свидетельствуют о несостоятельности попыток низведения *S. oxyodonta* до ранга разновидности *S. nuda*. Процессы сингамеонии в группе соссюрей северо-востока Азии носят сугубо локальный и весьма неустойчивый характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Д. Д. Таксономия двух видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) Камчатской области // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 596—603. — *Басаргин Д. Д.* Изменчивость карпологических признаков некоторых видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) Дальнего Востока // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 540—547. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 197. — *Гинзбург Э. Х.* Описание наследования количественных признаков. Новосибирск: Наука, 1984. 249 с. — *Грант В.* Видообразование у растений. М.:

Мир, 1984. 528 с. — *Кожевников Ю. П.* Флористические находки на Чукотке // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1976. Т. 13. С. 255—263. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* и его представители в СССР // Тр. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 3. С. 171—192. — *Липшиц С. Ю.* К познанию рода *Saussurea* DC. флоры СССР // Матер. Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 21. С. 369—381. — *Липшиц С. Ю.* Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Определитель* высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. 543 с. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (Т. I—XXX). Л.: Наука, 1973. 667 с. — *Herder F.* Plantae Raddeanae Monopetalae // Bul. Soc. Nat. Moscou. 1868. T. 41. N 3. P. 4—51. — *Hultén E.* Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. 4 // Kongl. Sv. Vet. Acad. Handl. 1930. Ser. 3. Bd 8. H. 2. S. 206—214. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. California, Stanford: Univ. Press, 1968. 1008 p. — *Lotsy J. P.* Species of Linneon // Genetica. 1925. N 6. P. 487—506. — *Lotsy J. P.* On the species of the taxonomist in its relation to evolution // Genetica. 1931. N 13. P. 1—16.

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток

Получено 26 XII 1988

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29
© 1992

А. В. Домбровская

STEREOCAULON ALPESTRE COMB. NOV. (*LICHENES, STEREOCAULACEAE*)

A. V. DOMBROVSKAYA. *STEREOCAULON ALPESTRE* COMB. NOV. (*LICHENES, STEREOCAULACEAE*)

На основании изучения 70 образцов сделан вывод о видовой самостоятельности *Stereocaulon tomentosum* var. *alpestre*. Приведено подробное описание вида.

Обсуждаемый таксон был описан J. Flotow (1836) как разновидность *Stereocaulon tomentosum* Fr., затем рассматривался Th. Fries (1858) как форма *S. alpinum* Laur. и W. Nylander (1860) — как форма *S. tomentosum*. A. Hue (1890) считал его подвидом последнего. I. Lamb (1977), следуя Flotow, привел его как разновидность.

Нами просмотрено 70 образцов из гербариев Полярно-альпийского ботанического сада, Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Таллиннского ботанического сада, Тартуского университета, Гербария Института ботаники Университета в Уппсале (Швеция) и Ботанического музея Университета в Хельсинки (Финляндия).

Просмотр гербарного материала показал, что в этом таксоне сочетаются признаки *S. tomentosum* и *S. alpinum*, поэтому он не может быть отнесен ни к одному из этих видов.

С *S. tomentosum* таксон сближают главным образом набор лишайниковых веществ, более скудное ветвление псевдоподециев с гладким (а не клочковатым) войлочком, более грубые, неправильной формы, часто бугорчатые филлокладии, более крупные цефалодии и более крупные, часто конечные апотеции. С *S. alpinum* его сближают строение филлокладиев и характер войлочка на псевдоподециях — признаки, имеющие большое систематическое значение в роде *Stereocaulon* (Домбровская, 1987), а отличают набор лишайниковых веществ, что выражается в другой реакции с Pd (*S. alpinum* содержит атранорин, лобариевую кислоту и β-ситостерин), а также более слабое ветвление, сероватый цвет войлочка и обычно более крупные цефалодии.

***Stereocaulon alpestre* (Flot.) Dombr. comb. nov.** — *S. tomentosum* var. *alpestre* Flot. 1836, Flora, 19, 1, Beib. 1 : 17; Frey, 1932, Rabenhorsts Krypt. Fl. 9, 1 : 185; id. 1959, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 69 : 195; Lamb, 1977, Journ. Hattori Bot. Lab. 43 : 238. — *S. alpinum* [f.] β. *alpestre* (Flot.) Th. Fr. 1858, Monogr. Stereoc. et Pilophor.: 358. — *S. tomentosum* f. *alpestre* (Flot.) Nyl. 1860, Synopsis Methodica Lichenum, 1(2) : 244. — *S. tomentosum* [subsp.]** *alpestre* (Flot.) Hue, 1890, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Ser. 3, 2 : 247 (sep. 39).

Образует жесткие подушки или дерновинки до 15 см в диам., реже растет отдельными экземплярами. Псевдоподеции слабо ветвящиеся, иногда кистевидно разветвленные, дорсивентральные, 3—4(6.5) см дл., (1)1.5—1.7 мм толщ., валькoватые, иногда у места ветвления несколько сплюснутые, до 2 мм шир., боковые веточки укороченные, кончики могут быть загнутыми. Войлочек сероватый, редко белый, образует гладкий фетровый или тонкогубчатый чехол, реже паутинистый, губчатый, клочковатый, или отсутствует. Филлокладии толстоватые, глыбковидные, до чешуйковидных и дланевидно-чешуйковидных, с бугорчатой поверхностью, иногда сливающиеся основаниями в более крупные (до 1—1.5 мм) чешуйки. Веточки псевдоподециев от бугорчатых филлокладиев кажутся иногда зернистыми. Цефалодии от крупинковидных до шаровидных, крупнобугорчатых, могут достигать 0.4—0.8(2) мм в диам., с *Nostoc*, иногда незаметные. Апотеции конечные или боковые, до 1—2 мм в диам., обычно незрелые.

От парафенилендиамина (Pd) филлокладии обычно интенсивно окрашиваются в оранжевый цвет, однако иногда на некоторых участках той же дерновинки наблюдается только желтое окрашивание. Сотрудницей БИН И. А. Шапиро методом тонкослойной хроматографии были сделаны пробы на содержание лишайниковых веществ в 4 образцах (Алтай, Камчатка), во всех образцах найдены атранорин и стиктовая кислота.

Произрастает на обнаженной и слабо замшелой почве, мелкоземе, гравии и щебне, на вулканических породах, камнях, на первичной и замшелой почве, редко на голых поверхностях. Растет в горах и равнинных тундрах, на альпийских лугах, в субальпийских ольшаниках и лиственничных лесах, в субальпийском поясе гор, в арктике и субарктике.

Распространение: «...так же как типовой вид (имеется в виду *S. tomentosum* — А. Д.), и более часто встречается, чем последний, в сильно освещенных местах» (Lamb, 1977 : 239). Описан Flotow по собственным сборам с границы Польши и Чехословакии (Riesengebirge), другие указания на места нахождения из литературы нам не известны.

Нами изучены образцы с Земли Франца Иосифа, из Большеземельской тундры, с п-ова Таймыр, Алтая, из Амурской обл., Якутии, с п-ова Чукотка, о-ва Врангеля и многочисленные образцы с п-ова Камчатка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Домбровская А. В. Три новых таксона в секции *Stereocaulon* рода *Stereocaulon* (*Lichenes*) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1250—1254. — *Flotow J.* Reisebericht über eine Exkursion ... // Flora. 1836. Jahrg. 19. Beiblatter. S. 17. — *Fries Th. M.* Monographia Stereocaulorum et Pilophorum // Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. 1858. Ser. 3. Vol. 2. Pars 1. P. 307—380. — *Hue A. M.* Lichenes Exotici a Professore W. Nylander Descripti vel Recogniti // Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. 1890. Ser. 3. Vol. 2. P. 208—321. — *Lamb I. M.* A conspectus of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. // Journ. Hattori Bot. Lab. 1977. N 43. P. 191—355. — *Lamb I. M.* Keys to the species of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. // Journ. Hattori Bot. Lab. 1978. N 44. P. 209—250. — *Nylander W.* Synopsis Methodica Lichenum. 1860. Vol. 1. Fasc. 2. P. 141—430.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
Кировск

Получено 22 IX 1989

УДК 582.738 (729.1)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

А. Баррето, Г. П. Яковлев

НОВЫЙ ВИД РОДА *CHAMAECRISTA* (*FABACEAE – CAESALPINIOIDEAE*) С КУБЫ

A. BARRETO, G. P. YAKOVLEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CHAMAECRISTA* (*FABACEAE, CAESALPINIOIDEAE*) FROM CUBA

Описан новый вид *Chamaecrista macambensis* с Кубы.

При подготовке материалов по семейству бобовых для издания «Флоры Кубы» был обнаружен новый для науки вид рода *Chamaecrista* Moench (тяготеющего к *Cassia* L. s. l.), хорошо отличающийся от всех ранее известных таксонов этого рода (Баррето, Яковлев, 1991). Далее приводятся описание этого вида и ключ для определения двух его разновидностей.

C. macambensis Barreto et Yakovl. sp. nov.

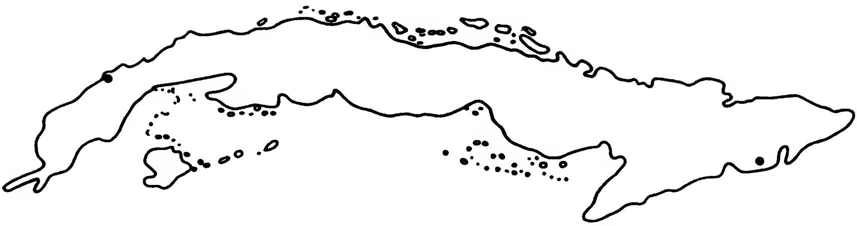
Herba perennis 10 cm alta ramis angulatis brevibus, foliorum rhachidibus glabris vel vix vel sat dense pilosis costatis (0.6)1—2(2.2) cm longis, petiolo 2—4(5) mm longo. Nectaria concava cupuliformia, in parte mediali vel superiore petioli necnon inter foliola gemina sita. Stipulae ovatae margine ciliatae prominenter nervosae glabrae vel sat pilosae. Foliola 6—15 juga, oblongo-elliptica, glabra vel pilosa apice rotundata breviter acuminata, basi obliqua sessilia (2)3—6(6.8) mm longa, 1—2(2.8) mm lata, nervo medio submarginali supra haud prominente, subtus elevato, nervis primariis duobus, in parte folioli media sitis, secundariis indistinctis. Flores 1—2 axillares pedicellis glabris vel pilosis costatis (1.1)1.3—2.1(2.6) cm longis, bracteolis 2 alternis; sepala oblongo-elliptica; petala flavo-aurantiaca, tenuiter venosa. Legumen glabrum vel pilosum, lineare lateraliter complanatum (1.5)1.8—3.1 cm longum, 2.5—4 mm latum.

Typus: Cuba, prov. Guantanamo, San Antonio del Sur, Macambo, circa elevationem, N 46847, Bisse et al. (HAJB).

Травянистый многолетник менее 10 см выс., с короткими угловатыми ветвями; оси листьев голые либо слегка или довольно густо опушенные, ребристые, (0.6)1—2(2.2) см дл.; черешок 2—4(5) мм дл.; нектарники вогнутые, куполовидные, располагаются в срединной или верхней его части, а также между всеми парами листочков; прилистники яйцевидные, реснитчатые по краю, с выступающими жилками, голые или несколько опушенные. Листочки в числе 6—15 пар, продолговато-эллиптические, голые или опушенные, на верхушке округлые с коротким остроконечием, при основании косые, сидячие, (2)3—6(6.8) мм дл., 1—2(2.8) мм шир., срединная жилка почти краевая, не выступающая сверху, выступающая снизу, первичные жилки в числе 2 в широкой части листочка; вторичные жилки незаметные. Цветки в числе 1—2, пазушные, цветоножки голые или опушенные, ребристые, (1.1)1.3—2.1(2.6) см дл., с 2 очередными прицветничками; чашелистики продолговато-эллиптические, лепестки желто-оранжевые, с тонким жилкованием. Боб голый или опушенный, линейный, сплюснутый с боков, (1.5)1.8—3.1 см дл., 2.5—4 мм шир.

Тип: Куба, провинции Гуантанамо, Сан Антонио дель Сур, Макамбо, вокруг возвышенности, № 46847, Биссе и др. (HAJB).

Паратипы (paratypi): prov. Pinar del Rio. N 46359, Bisse et al. (HAJB); prov. Guantanamo. N 59633, Alvarez (HAJB).



Распространение *Chamaecrista macambensis*.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНОВИДНОСТЕЙ

1. Ось листа, черешок, чашелистики и боб голые . . . . var. *macambensis*.
+ Ось листа слегка или довольно заметно опушенная; листочки голые или несколько опушенные слегка оттопыренными волосками; чашелистики и боб опушены беловатыми волосками . . . . var. *pubescens*.

CLAVIS VARIETATUM

1. Folii rhachis, petiolus, sepala legumenque glabra . . . . var. *macambensis*.
+ Folii rhachis vix vel sat pilosa; foliola glabra ad sat prominule pilosa; sepala et legumen albido-pilosa . . . . var. *pubescens*.

а) Var. *macambensis*.

Typus: speciei typus.

Var. *macambensis*.

Тип: тип вида.

б) Var. *pubescens* Barreto et Yakovl. var. nov. — Sepala legumen, foliique rhachis plus minusve pilosa.

Typus: Cuba, prov. Guantanamo, San Antonio del Sur, Macambo, N 46847B, Bisse et al. (HAJB).

Чашелистики, боб и ось листа более или менее опушенные.

Тип: Куба, провинции Гуантанамо, Сан Антонио дель Сур, Макамбо, № 46847B, Биссе и др. (HAJB).

Распространение вида: Куба, провинции Гуантанамо и Пинар дель Рио (см. рисунок). Прибрежные холмы, полулистопадный лес.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баррето А., Яковлев Г. П. О видах рода *Chamaecrista* Moench (*Fabaceae — Caesalpinioideae*) на Кубе // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1991. Т. 28. С. 91—94.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт ботаники Республики Куба
Гавана

Получено 23 I 1992

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 : 581.9(470.11)
© 1992

М. П. Журбенко, Э. Тимдал

ASPICILIA EXCAVATA (*LICHENES*) — НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ ВИД ЛИШАЙНИКА С ПИНЕЖЬЯ

M. P. ZHURBENKO, E. TIMDAL. *ASPICILIA EXCAVATA* (*LICHENES*), A NEW FOR RUSSIA SPECIES OF LICHENS FROM PINEZHYE

Приведены данные о новом для России виде лишайника с Пинежья.

Во время лихенологических изысканий в окр. Пинежского заповедника [Архангельская обл., окр. пос. Голубино (64°44′с. ш., 43°20′в. д.), Тараканий лог, дно лога около его южного борта] в августе 1991 г. М. П. Журбенко был собран стерильный образец лишайника, определенный впоследствии E. Timdal как *Aspicilia excavata* Thor et Timdal. Он был найден на красноватом песчанике (довольно плотном, но хрупком), обогащенном солями кальция, смываемыми с расположенных непосредственно над ним гипсовых обнажений. Рассеянные чешуйки лишайника занимают площадь около 4 см^2, они растут непосредственно на минеральном субстрате или на покрывающей его корочке синезеленой водоросли и перемежаются со стебельками зеленого мха. Образец хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Приводим описание *Aspicilia excavata*, отсутствующее в русской ботанической литературе (цит. по: Thor, Timdal, 1986). Слоевище накипное, образуется прижатыми или слегка поднимающимися чешуйками; чешуйки до 1 мм в диам., от серых, подчас с примесью оливкового, до чисто коричневых, с белым налетом кристаллов оксалата кальция; верхний коровой слой параплектенхимный, с просветами клеток 4—10 × 4—8 мкм. Фотобионт зеленый, одноклеточный, 6—11 мкм в диам. Сорали многочисленные, развиваются по краю чешуек и образуют характерные «рытвины», достигающие водорослевого слоя; соредии темно-коричневые до черных, 18—24 мкм в диам. ($\bar{x} = 21.2$ мкм, $\sigma = 2.9$ мкм, $D_{\min} = 14.3$, $D_{\max} = 28.6$ мкм, $n = 120$). Апотеции редки, известно всего несколько незрелых апотециев из одной коллекции, погруженных в центр чешуек; диск вогнутый, коричневый, с налетом; гипотеций бесцветный; эпитеций коричневый, K_-, HNO_3-, HCl_-; гимений 80—100 мкм выс.; парафизы септированные, 2—3 мкм толщ., умеренно ветвящиеся и слегка четковидные в верхней части, кончики 2—4 мкм толщ., коричневые. Сумки, пикнидии и споры неизвестны. Химия: лишайниковые вещества с помощью тонкослойной хроматографии не обнаружены; все части C_-, K_-, P_-; свечение в ультрафиолете отсутствует.

Подобно предыдущим находкам данный образец рос в сухих и относительно открытых условиях местообитания (при умеренном затенении древесно-кустарниковым ярусом леса), отличался лишь характер субстрата. Если ранее вид был известен только (?) с известняков, известковых сланцев и известкового строительного раствора (стены старых строений и т. п.), то здесь он поселился на песчанике (плотно спрессованных, но хрупких отложениях песка красноватого цвета), также обогащенном солями кальция.

Описанный относительно недавно (Thor, Timdal, 1986) вид *Aspicilia excavata* до сих пор был известен из Средней и Северной Европы: Австрии, Эстонии, Финляндии, Норвегии, Швеции. Как отмечали G. Thor и E. Timdal (1986), этот вид, сравнительно малозаметный и по большей части стерильный, вероятно, обычно пропускался в полевых исследованиях. Вместе с тем этот лишайник, с тех пор как его стали узнавать, оказался достаточно распространенным по крайней мере в Скандинавии. Обращая внимание отечественных лихенологов на этот своеобразный вид лишайника, легко опознаваемый по маленьким чешуйкам, покрытым белым налетом и «изрытым» по краям соралями от темно-коричневого до черного цвета, авторы ожидают в ближайшем будущем появления новых сведений о распространении *Aspicilia excavata* на территории России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Thor G., Timdal E. Aspicilia excavata: a new lichen species from Europe // Lichenologist. 1986. Vol. 18. N 2. P. 179—182.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Ботанический музей Университета в Осло
Норвегия

Получено 18 XI 1991

УДК 582.29 (47+57)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

Т. В. Макрый

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ ЛИШАЙНИКИ ИЗ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

T. V. MAKRYI. THE NEW FOR THE FLORA OF RUSSIA LICHENS FROM THE BAIKAL REGION OF SIBERIA

Приведены местонахождения и диагнозы 3 новых для России видов лишайников — *Buellia elegans*, *Endocarpon mongolicum* и *Heppia reticulata*, найденных в степных районах Западного Прибайкалья и Юго-Восточного Забайкалья. Обсуждаются особенности географического распространения этих видов.

При обработке коллекций лишайников, собранных нами в 1985—1986, 1988—1989 и 1991 г. в различных районах Байкальской Сибири — в Юго-Восточном Забайкалье и Западном Прибайкалье (на о-ве Ольхон и в Приольхонье), обнаружены 3 новых для России вида лишайников, 2 из которых (*Buellia elegans* и *Endocarpon mongolicum*) известны из сопредельной с Байкальской Сибирью Монголии (Голубкова, 1981), а *Heppia reticulata* считался редким видом с весьма узким средиземноморским ареалом. Все 3 вида собраны в засушливых степных экотопах, причем *Buellia elegans* и *Heppia reticulata* — в местах выхода на поверхность карбонатных пород.

Buellia elegans Poelt, 1974, Nova Hedvigia, 25 : 184. — *Lecidea epigaea* a. *effigurata* Schaer. 1850, Enumeratio critica lichenum europaeorum: 103. — *Diploicia epigaea maior* Müll. Arg. 1870, Flora, 53 : 161. — *D. epigaea* var. *angustata* Müll. Arg. 1874, Flora, 57 : 323. — *Buellia epigaea* var. *maior* (Müll. Arg.) Zahlbr. 1931, Catalogus, 7 : 464. — *B. epigaea* var. *angustata* (Müll. Arg.) Zahlbr. 1931, l. c.: 464.

Слоевище около 4 см в диам., розетковидное или состоящее из отдельных фрагментов, в центре часто разрушающееся, отмирающее. Краевые лопасти удлиненные, до 1 см дл., узкие, выпуклые, в центре тесно скученные, неправильно разветвленные или дланевидные, с лопастинками 0.3—1 (1.5) мм шир. Верхняя поверхность белая, гладкая или слегка шероховатая, мелоподобная; нижняя поверхность светлая, с ризинами, плотно прирастающая к субстрату.

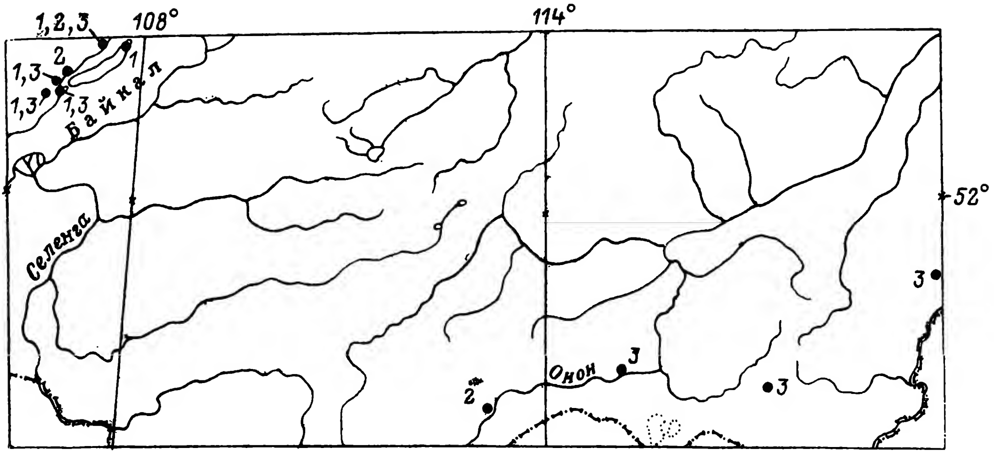


Рис. 1. Распространение *Buellia elegans* (*1*), *Endocarpon mongolicum* (*2*) и *Heppia reticulata* (*3*) в Байкальской Сибири.

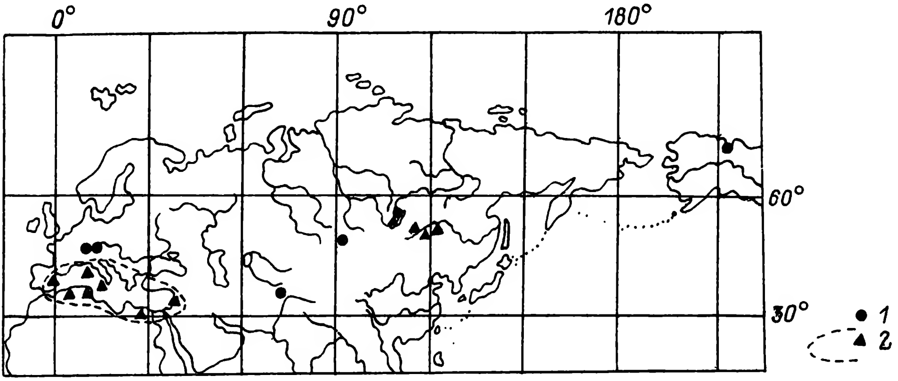


Рис. 2. Распространение *Buellia elegans* (*1*) и *Heppia reticulata* (*2*).

Апотеции развиваются часто, немногочисленные, неравномерно рассеянные или единичные, реже скученные, сидячие, 0.8—1.8 мм в диам., со слабо выраженным собственным краем, первоначально едва выступающие. Диск черный, плоский или выпуклый, со слабым белым налетом. Эксципул неясно радиального строения из плотно расположенных темно-красновато-бурых гиф, гипотеций темно-коричневый из перепутанных гиф, гимений до 150 мкм толщ., парафизы 1—1.5 мкм толщ., на концах расширенные до 4—6 мкм, коричневые. Споры по 8 в сумках, 13.2—22 × 6.5—10 мкм, серо-коричневые, зрелые, с ясно бородавчатыми (папиллезными) оболочками. Слоевище от K^+ становится светло-желтым, от P^+ — оранжевым.

В России. Иркутская обл., Ольхонский р-н. Маломорское побережье Байкала: залив Куркут, распадок, степной склон юго-восточной экспозиции с *Caragana pygmaea* (L.) DC., выходы кальцита, на мелкоземе, 14 VII 1986; 23 VII 1988; залив Мухор, мыс Улирба (к северу от мыса Шида), каменистая разнотравная степь, выходы доломитов, на мелкоземе, 9 VII 1988; окр. мыса Шида, степной склон, выходы доломитов, в расщелине на мелкоземе, 10 VII 1988; мыс Зундуки, степной склон, скалы (выходы мраморов), селягинеллевые сообщества, на мелкоземе, 22 IX 1991. Тажеранская степь, близ оз. Горби-Нур, каменистая разнотравная степь, выходы кальцита, на почве, 27 VII 1988. Северная оконечность о-ва Ольхон, в 5 км к югу от мыса Хобой, каменистая злаково-разнотравная степь, выходы кальцита, на мелкоземе, 7 VII 1989. (Рис. 1, *1*).

Общее распространение. Европа — Северные и Центральные Альпы, Швейцария; Азия — Афганистан, Монголия; Северная Америка — Аляска (Poelt, Sulzer, 1974; Голубкова, 1981). (Рис. 2, *1*).

В Афганистане, Монголии и на Аляске известно всего по одному местонахождению лишайника, причем в Монголии вид найден на западе страны, в Хобдоском горно-степном ботаническом районе, граничащем с Алтаем. Близкие виды имеют еще более узкие ареалы. Так, вид *B. epigaea* (Pers.) Tuckerm. приводится для значительной части Западной Европы (Норвегия, Швеция, Германия, Чехословакия, Франция, Альпы), а в Азии — лишь для Турции; *B. zoharyi* Galun известен в Европе — из Испании, в Азии — из Месопотамии, а вид *B. asterella* Poelt et M. Sulzer указан пока только для Европы (Норвегия, Германия, Франция, Англия).

По морфологическим признакам вид *B. elegans* наиболее близок к *B. zoharyi*. По признаку папиллезности спор можно выделить 2 ряда: *B. elegans* — *B. epigaea* с папиллезной оболочкой и *B. zoharyi* — *B. asterella* с гладкой оболочкой. Все 4 вида распространены в Европе, которая является центром многообразия этой группы видов (секции *Diploicia*). При этом *B. elegans*, по-видимому, следует рассматривать как первичный вид с более широким и одновременно очень дизъюнктным ареалом, а остальные виды — как производные от него с более ограниченным распространением. Все виды — кальцефилы. Характерно, что в Европе *B. elegans* выступает как высокогорный лишайник, а именно встречается на высоте 2300—3100 м над ур. м. (*B. epigaea* распространен на высоте 80—1300, *B. asterella* — 100—750, а *B. zoharyi* — 100—600 м над ур. м.), тогда как в азиатской части ареала этот лишайник отмечен на значительно более низких уровнях (в Монголии — 1400, в Прибайкалье — 480—600 м). Широкий и чрезвычайно дизъюнктный ареал *B. elegans*, а также все вышесказанное о родстве данного вида позволяют думать о реликтовых местонахождениях его в Прибайкалье. В то же время лишайник здесь достаточно активен; из 10 собранных образцов 5 найдены в районе залива Куркут, на одном степном склоне протяженностью 2.5—3 км.

Endocarpon mongolicum H. Magn. 1944, Lich. Centr. Asia, 2 : 16.

Исследованные образцы в основном соответствуют диагнозу вида, приведенному в «Определителе лишайников СССР» (Окснер, 1977), с незначительными отклонениями: они имеют более короткие споры, (30) 33—44 (47) мкм дл. (по диагнозу 50—55 мкм).

Четкими постоянными признаками являются очень выпуклые на нижней стороне чешуек перитеции, низко спускающиеся по их стенкам перифизы, а также дифференцированная окраска гипотеция и гимения. Увеличение концентрации J усиливает реакцию гимения: сначала он становится желтовато-розовым, а затем желто-оранжевым.

В России. Иркутская обл., Ольхонский р-н. Маломорское побережье Байкала: мыс Зундуки, юго-западный степной склон, известняковые скалы, на наносах почвы, 11 VII 1986; р. Сарма, скалы восточной экспозиции в устье реки, осоково-полынно-разнотравная степь, холоднополынно-разнотравная степь, на почве среди камней, 1 VII 1986; р. Сарма, конус выноса, холоднополынно-разнотравная степь, на почве, 26 VII 1988. Читинская обл., Акшинский р-н, окр. с. Акша, берег р. Онон, степной скалистый склон, на мелкоземе в расщелинах скал, 14 VI 1985. (Рис. 1, *2*).

Общее распространение. Центральная Азия. Вид довольно широко распространен в большинстве районов Монголии (Голубкова, 1981).

Вероятно, в Байкальской Сибири проходит северная граница его ареала.

Heppia reticulata (Duf.) Nyl. 1878, Flora, 61 : 339. — *Endocarpon reticulatum* Duf. ap. Fries, 1831, Lichenogr. Europ. Reform.: 410. — *Lecanora solorinoides* Nyl.

1853, Annal. Scienc. Nat. Botan., ser. 3, 20 : 323. — *Lecidea reticulata* Nyl. 1856, Act. Soc. Linn. Bordeaux, 21 : 64. — *Heppia solorinoides* Nyl. 1863, Synops. Lich. 2 : 46.

Слоевище серовато-голубоватое или зеленовато-сероватое, состоит из тесно расположенных или черепитчато налегающих друг на друга краями или (реже) разбросанных чешуек, плотно прикрепляющихся к субстрату гифами нижней поверхности. Чешуйки довольно толстые, 0.2—0.25 мм толщ., 4—7 мм шир., более или менее округлые, цельнокрайные или неглубоко надрезанные, в центре вогнутые или складчато вздутые. Верхняя поверхность очень тонко трещиновато-ареалированная, сетчатая от множества пересекающихся трещинок (в результате растрескивания аморфного слоя — налета), беловатая; нижняя поверхность белая или слегка коричневатая. Верхняя кора хорошо развита, параплектенхимная, светло-желто-коричневая, сверху покрыта грубым аморфным слоем; нижняя кора также параплектенхимная, развита частично. Водоросль *Scytonema* (в клубочках) образует под корой сплошной слой 110—150 мкм толщ., сердцевинный слой тонкий.

Апотеции развиваются редко, часто недоразвитые, 1—2 мм в диам., расположены по 1 (3) в центре чешуек, глубоко в них погруженные. Диск гладкий, светло-красный, с налетом или без него, гимений бесцветный, 150—160 мкм толщ., парафизы бесцветные, на концах красноватые, прямые, тонкие, плотно спаянные, септированные, неразветвленные. Сумки с 8 спорами, споры одноклеточные, бесцветные, на концах закругленные, 13—24 × 6—13 мкм. Гимений от J^+ синеет, а затем становится винно-красным, после промывания препарата синяя окраска частично восстанавливается.

В России. Иркутская обл., Ольхонский р-н. Маломорское побережье Байкала: залив Куркут, распадок, степной склон юго-восточной экспозиции, выходы кальцита, на мелкоземе среди камней, 23 VII 1988; залив Мухор, окр. мыса Шида, степной склон, выходы кальцита, на почве среди камней, 19 VII 1988; мыс Зундуки, подножие склона, каменистая разнотравная степь, на почве, 12 VII 1986; Тажеранская степь, близ оз. Горби-Нур, холоднополынно-разнотравная степь, выходы коренных пород (кальциты, доломиты), на почве среди камней, 27 VII 1988. Читинская обл., Ононский р-н, окр. с. Нижний Цасучей, по дороге на Усть-Борзю, степной склон, выходы карбонатов, на почве в расщелинах камней, 17 VI 1985; Борзинский р-н, окр. с. Цаган-Олуй, Нерчинский хр., степной склон, скалы (доломиты), на почве в расщелинах, 21 VI 1985; Нерчинско-Заводский р-н, окр. Нерчинского Завода, степной склон, вершина сопки, выходы доломитов, на почве среди камней, 1 VII 1985. (Рис. 1, *3*).

Общее распространение. Южная Европа — Испания, Франция, Италия, острова Корсика, Сицилия; Северная Африка — Тунис, Алжир, Египет; Передняя Азия — Сирия. (Рис. 2, *2*).

С одной стороны, находки лишайника в Западном Прибайкалье и Юго-Восточном Забайкалье дают основание предполагать, что он распространен на протяжении всей аридной (пустынно-степной) зоны Евразии. С другой стороны, в распространении вида возможны и значительные дизъюнкции. Так, на карте распространения лишайника видно, что местонахождения его в Европе и Передней Азии сосредоточены в зоне сухих субтропиков, где развиты вечнозеленые леса и горная ксерофильная растительность, причем все — на побережье Средиземного моря, т. е. в условиях влияния морского климата, проявляющегося в повышенной влажности воздуха.

В то же время в Байкальской Сибири все находки относятся к лесостепным районам. Часть их собрана на Маломорском побережье Байкала, находящемся в зоне сильного увлажняющего влияния акватории Байкала, что создает весьма своеобразные условия — сочетание общей сухости климата (высокой инсоляции и дефицита осадков) с повышенной влажностью воздуха. Другая часть сборов относится к Юго-Восточному Забайкалью, а именно к Манчжурско-Даурской горно-лесостепной провинции (по ботанико-географическому районированию Г. А. Пешковой, 1972), т. е. к собственно Даурии — району, находящемуся в зоне влияния тихоокеанского муссона, с большей частью осадков, выпадающих летом. Как в первом, так и во втором районах в степной растительности преобладают наиболее мезофильные варианты формаций — луговые красочные степи.

Возможно, что такое представление о распространении лишайника в Байкальской Сибири зависит от степени обследованности территории. Но весьма вероятно, что это вполне закономерное явление и лишайник действительно и в Европе, и в Азии приурочен к особым районам распространения горной ксерофильно-степной растительности, менее засушливым, находящимся в зоне влияния морского климата.

Ранее сообщалось о весьма интересных находках редких ксерофильных лишайников, таких как *Solorinella asteriscus* Anzi, *Sarcogyne picea* H. Magn. *Acarospora fulva* Golubk., *Peltula impressula* (H. Magn.) Golubk., *P. oleifera* H. Magn., *P. zabolotnoji* (Elenk.) Golubk., в степных районах Байкальской Сибири (Макрый, 1981, 1985, 1987). В настоящее время местонахождения тех или иных указанных видов известны уже не только из данного региона, но и из Тянь-Шаня с Алтая (Байбулатова, 1988; Седельникова, 1990; устные сообщения). Находки же новых для России ксерофильных лишайников в Байкальской Сибири не прекращаются.

Приведенные 3 вида имеют весьма различные экологию и ареалы — центральноазиатский, африкано-евразиатский (средиземноморский) и евразиатско-североамериканский. Все виды обнаружены в Прибайкалье в одних и тех же районах. Особенно богато ксерофильными видами, различающимися по распространению и условиям обитания, Приольхонье. Такое богатство объясняется своеобразием экологических условий района и пестротой микроэкотопов. В этом районе обнаружены все указанные выше лишайники, приводившиеся ранее для других степных районов Прибайкалья и Забайкалья. Настоящие находки позволяют глубже понять процессы генезиса флоры Байкальской Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байбулатова Н. Э. Лишайники бассейна реки Сары-Джаз (Центральный Тянь-Шань) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 349—354. — *Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1981. 200 с. — *Макрый Т. В.* Новинки для лихенофлоры СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 1. С. 129—132. — *Макрый Т. В.* Редкие и новые для Азии и СССР лишайники из Прибайкалья // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1 С. 1406—1410. — *Макрый Т. В.* Находки трех новых для СССР и одного редкого лишайника рода *Peltula* в Байкальской Сибири // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 972—974. — *Окснер А. Н.* Сем. *Endocarpaceae* // Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 197 Вып. 4. С. 139—147. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск Наука, 1990. 174 с. — *Poelt J., Sulzer M.* Die erdflechte *Buellia epigaea*, eine sammelart // Nova Hedwigia. 1974. Bd 25. S. 173—194.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 12 III 19

УДК 581.(470.13) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

А. Н. Лавренко, З. Г. Улле, Н. П. Сердитов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ВИДЫ РОДА *CAREX* (*CYPERACEAE*)

A. N. LAVRENKO, Z. G. ULLE, N. P. SERDITOV. THE NEW AND RARE SPECIES OF *CAREX* (*CYPERACEAE*) FOR THE FLORA OF THE PECHORA-ILYCH RESERVATION

Сообщается о местонахождениях 16 видов рода *Carex* на территории Печоро-Илычского биосферного заповедника, из которых 7 видов приводятся впервые.

Печоро-Илычский биосферный заповедник расположен на Северном Урале в междуречье рек Печоры и Илыча на крайнем юго-востоке республики Коми (см. рисунок). До настоящего времени единственной обобщающей сводкой по его флоре является работа Л. Б. Ланиной (1940). Однако ряд труднодоступных горных районов остался практически не исследованным, к тому же территория заповедника с тех пор сильно уменьшилась. В связи с этим флора резервата нуждается в новом детальном изучении.

Это касается прежде всего наиболее многочисленного здесь рода *Carex* L. Сведения о нахождении его представителей в заповеднике в последнее время дополнены Т. В. Егоровой (1976) и В. В. Федотовым (1981). Нами в процессе флористических исследований 1988—1990 гг. найдены 7 новых видов, а также дополнена картина распространения 9 видов. Далее приведен аннотированный список новых находок, в котором фамилии коллекторов сокращены следующим образом: А. Н. Лавренко — А. Л., З. Г. Улле — З. У., Н. П. Сердитов — Н. С.

Carex alba Scop. Сведения о нахождении этого евразиатского бореального вида в заповеднике содержатся лишь в работе Федотова (1981), который обнаружил его на трех соседних известняковых скалах по правому берегу р. Илыч выше устья р. Ыджыд-Ляга. Нами вид собран на обоих берегах р. Ичет-Ляга в 5—7 км к востоку от ее устья на открытых и редкооблесенных выходах коренных известняковых пород; на левом берегу р. Илыч в 4—5 км к северу от устья р. Ыджыд-Ляга также на известняковых скалистых обнажениях, покрытых лесом в различной степени. В верховьях р. Печоры вид выявлен пока лишь в двух пунктах: правый берег, в 15 км к юго-востоку от устья р. Бол. Шежим, Лог Иорданского, у Медвежьей пещеры, слабозадерненные известняковые скалы, 25 V 1984, № 11, А. Л.; правый берег, в 4—5 км к западу от устья р. Бол. Порожная, крутой высокий склон берега с выходами известняковых пород и осыпями, березовый со следами гари кустарниково-травяной низкий лес, 23 VI 1990, № 239, А. Л., З. У., Н. С. Вид ведет себя в заповеднике как облигатный кальцефил.

Carex appropinquata Schum. Европейский бореальный вид с ограниченным распространением в Северо-Западной Азии, отмечен в заповеднике лишь в бассейне р. Илыч, на р. Шежим (Ланина, 1940). Нами он обнаружен в верховьях р. Печоры по ее левому берегу ниже устья р. Бол. Порожная, где произрастает на облесенном болоте на надпойменной террасе в составе разнотравно-осоково-сфагново-моховых сообществ (24 VI 1990, № 161, А. Л., З. У., Н. С.). В бассейне р. Илыч вид значительно более обычен: в нижнем течении р. Ук-Ю он встречается практически на всех крупных болотных массивах с ключевым питанием, занимая окраинную их часть и образуя различные варианты осоково-сфагновых сообществ.

Carex bergrothii Palmgr. В современной литературе имеются диаметрально противоположные мнения относительно объема видов в пределах комплекса *Carex flava* L. W. Crins и P. Ball (1989) рассматривают единый евразиатско-североамериканский таксон *C. viridula* Michaux как собрание разновидностей с выделением *C. viridula* subsp. *viridula* var. *bergrothii* (Palmgr.) B. Schmid. Разделяя узкое понимание видов в подсекции *Serotinae* Egor. секции *Flavae* (Carey) Christ

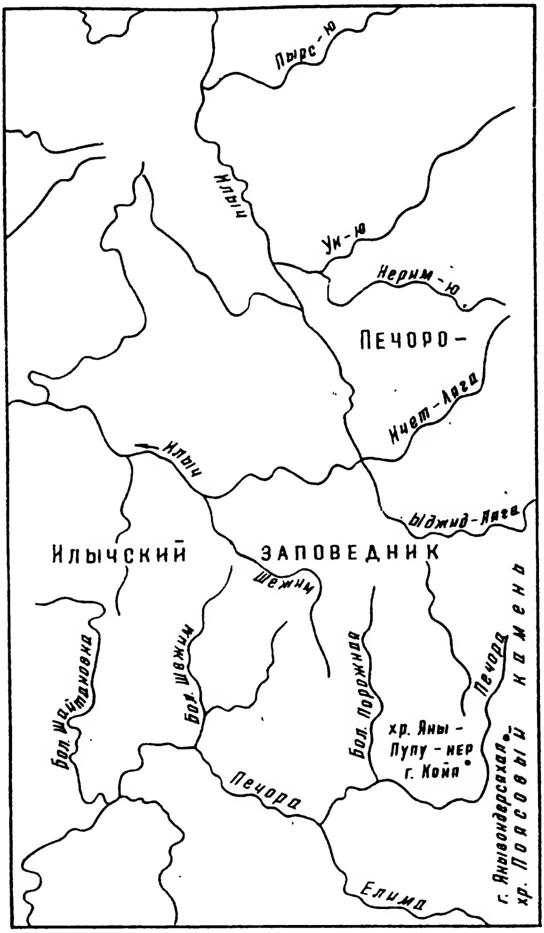


Схема исследованной территории.

(Егорова, 1990), мы считаем *C. bergrothii* обособленным видом, имеющим североевропейский ареал. Признание его преимущественно балтийским (Crins, Ball, 1989) основано на недостатке материала, бывшего в распоряжении последних авторов. По нашему мнению, вид *C. bergrothii* достигает Северного Урала, хотя и становится здесь очень редким, являясь единственным североуральским представителем секции *Flavae.*

До настоящего времени *C. bergrothii* в заповеднике отмечен не был. Нами он обнаружен на водоразделе рек Ук-Ю и Нерим-Ю в 9—10 км к востоку от впадения р. Ук-Ю в р. Илыч, на восточной окраине болотного массива в нижней части макросклона хр. Нерим-Из (кварцитового), в составе пухоносово (*Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr.)-моховых сообществ мочажин на террасах с обильным ключевым питанием (18 VII 1988, № 564, А. Л., З. У., Н. С.).

Популяция, приводимая для бассейна р. Щугор под названием *C. serotina* Mérat (Егорова, 1976), также, по нашему мнению, относится к виду *C. bergrothii.*

Carex bicolor All. Горный евразиатско-североамериканский вид, заходящий в Арктику, на территории республики Коми известен из немногих пунктов (Егорова, 1976). Для заповедника, как и для всего Северного Урала, отмечен не был. Найден нами на левом берегу р. Илыч: приблизительно на 3 км выше впадения р. Ыджыд-Ляга, каменистый береговой бечевник, разнотравно-моховые сообщества с преобладанием *Allium schoenoprasum* и *Sanguisorba officinalis*, 12 VII 1989, № 564, З. У., Н. С.; правый берег р. Ичет-Ляга: около 2 км к востоку-северо-востоку от ее впадения в р. Илыч, сыроватый щебнистый бечевник, поросший *Carex rostrata* и *Equisetum palustre* (единично), 18 VII 1989, № 736, З. У., Н. С.; там же: крутой береговой склон с выходами темно-серых известковистых сланцев, расщелина крупной каменной глыбы у кромки воды (единично), 18 VI 1989, № 83а, З. У., Н. С.

Указанные местонахождения — самые южные на Урале. Ближайшие популяции известны в Приполярной (реки Кожим и Бол. Сыня) и Полярной (ряд изолированных пунктов) его частях. Вид также отмечен нами на Южном Тимане в долине р. Сойвы: левый берег, в 4 км ниже пос. Ниж. Омра, выходы известняков по берегу, разнотравные сообщества, 23 VI 1982, № 69, А. Л., А. А. Кустышева.

Во всех перечисленных выше случаях местообитания вида связаны с коренными выходами известняков или других карбонатных пород.

Carex capillaris L. Все предыдущие указания этого бореального голарктического вида для заповедника относятся к долине р. Илыч в районе известняковых скалистых выходов (Ланина, 1940; Егорова, 1976). Нами он найден и в верховьях р. Печоры в двух пунктах: правый берег реки, в 2 км ниже устья р. Бол. Порожной, крутой склон берега, на сырых выходах коренных пород (вероятно, доломитов), 24 VI 1990, № 191, А. Л., З. У., Н. С.; левый берег р. Печоры, в 4 км к востоку от вершины горы Койп, выходы коренных (кварцитово-серицитовых) пород по обрыву берега, кустарничково-травяно-моховые сообщества, 13 VII 1990, № 890, А. Л., З. У., Н. С.

Carex caucasica Stev. Этот алтайско-урало-кавказско-среднеазиатский вид указан для верховьев рек Щугор, Илыч и Подчерем (Егорова, 1976). Нами обнаружены два его новых местонахождения в бассейне верхнего течения р. Печоры: ущелье на юго-западном макросклоне хр. Яны-Пупу-нер, высота около 700 м над ур. м., каменистый склон выше верхней границы леса, фрагменты разнотравного луга, 30 VII 1990, № 1293, А. Л., З. У., Н. С.; западный макросклон горы Яныvondерсяхал, около 1 км к западу от вершины 928.5 м над ур. м. (хр. Поясовый Камень), высота около 700 м над ур. м., высокотравный луг на поляне в березовом лесу, 2 VIII 1990, № 1445, А. Л., З. У., Н. С.

Carex chordorrhiza Ehrh. Этот циркумбореальный вид лишь случайно остался не указанным для заповедника. Село Морт-Юр-дин, у которого он ранее был собран (Ланина, 1940), в настоящее время в пределы резервата не входит. По нашим наблюдениям, вид *C. chordorrhiza* распространен по всему заповеднику в мезо- и эутрофных частях болотных массивов, часто является содоминантом в осоково-сфагновых сообществах.

Carex glacialis Mackenz. Этот циркумполярный, преимущественно арктический вид не был указан для Северного Урала в пределах республики Коми, его находка на левом берегу р. Илыч (около 5 км к северу от впадения р. Ыджыд-Ляга, 24 VII 1989, № 798, З. У., Н. С.) является новой не только для заповедника, но и для всего юго-востока республики. По нашим наблюдениям, *C. glacialis* на р. Илыче произрастает исключительно в местах выхода известняков.

Carex heleonastes Ehrh. Прежнее указание этого бореального евразиатско-североамериканского вида для флоры заповедника (Егорова, 1976, рис. 111) основано на недоразумении. В настоящее время он найден сразу в целом ряде районов предгорной части. Особенно обилен вид в бассейне среднего течения р. Ук-Ю, где встречается в составе осоково-сфагновых сообществ крупных евтрофно-мезотрофных болотных массивов на правобережье реки и на водоразделе с ее притоком Нерим-Ю (многочисленные сборы авторов 1988 г.). В верхнем течении р. Печоры вид *C. heleonastes* менее многочисленный. Можно привести пока лишь два изолированных местонахождения: водораздел ручья Рытыввож и р. Бол. Порожная, в 7 км к северу от устья последней, 30 VI 1990, № 386, А. Л., З. У., Н. С.; водораздел рек Печоры и Юргинской, в 0.5 км к востоку от устья последней, 14 VII 1990, № 840, А. Л., З. У., Н. С. Здесь растения входили в состав травяно-осоково-сфагново-моховых сообществ на слабооблесенных березой болотных массивах с обильным ключевым питанием.

Carex mollissima Christ. Нам удалось вновь обнаружить этот редкий сибирский вид в бассейне р. Илыч: около 11.5 км к востоку-юго-востоку от впадения р. Ыджыд-Ляга в р. Илыч, ручей Соболиный, ельник травяно-кустарничково-зеленомошный, у берега в пересохшем каменисто-гравийном русле карстового ручья (единично), 7 VIII 1989, № 1133, З. У., Н. С. В последних работах по флоре европейского Северо-Востока (см., например, Егорова, 1976) он приводился для среднего течения р. Илыч без указания пункта, однако у Ланиной (1940) есть ссылка на сборы В. С. Говорухина у с. Усть-Егра-Ляга (ныне кордон заповедника Усть-Ляга). Местонахождения на реках Ыджыд-Ляга и Кисунья (Лавренко, Улле, 1988) — единственные в пределах северо-востока Европы.

Carex obtusata Liljebl. Ранее мы уже сообщали о нахождении этого лугово-степного евразиатско-американского вида в юго-западной части заповедника в устье р. Шайтановки (Лавренко, Улле, 1988). Теперь же он найден и в истоках р. Печоры по ее левому берегу в 6 км к востоку-северо-востоку от вершины горы Койп (18 VII 1990, № 102, А. Л., З. У., Н. С.). Здесь наблюдается небольшое число особей, произрастающих на покрытых зелеными мхами выступах коренных метаморфизированных кварцитово-серицитовых сланцев под пологом преимущественно елового леса с участием *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и *Betula pubescens*, со значительным развитием кустарникового яруса из видов рода *Salix*. С видом соседствуют *Gymnocarpium rebertianum* (Hoffm.) Newm., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Valeriana capitata* Pall. ex Link, *Carex media* R. Br. и более обычные бореальные виды, характерные для травяно-зеленомошных ельников. В этом месте вид явно находится на грани вымирания: среди незначительного количества генеративных побегов лишь у одного в течение сезона 1990 г. сформировался нормальный женский колосок с единственным плодущим мешочком.

При слиянии рек Печоры и Шайтановки вид встречается в составе кустарничково-травяно-мохово-лишайникового покрова под пологом несколько разреженного лиственничника на останце коренного берега, сложенного каменноугольными известняками (Чернов, 1940).

Сравнивая два местообитания, мы можем сделать вывод, что в обоих случаях имеем дело с реликтовыми сообществами, появившимися в ксеротермический интервал антропогена. В истоках Печоры процесс смены первоначального комплекса зашел очень далеко. Однако если учесть, что левый берег реки в этом месте является подножием западного макросклона горы Яныывондерсяхал, верхняя часть которого в пределах горнотундровой части населена, кроме всего прочего, такими горностепными видами, как *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb., *Scorzonera glabra* Rupr., *Carex rupestris* All., то становится ясным происхождение данной микропопуляции *C. obtusata*: она входила в систему горнотундровостепного растительного покрова Северного Урала, по-видимому, в послеледниковое время.

Carex redowskiana C. A. Mey. Этот сибирский гипоарктический вид указывается для верховьев р. Илыч (Игошина, 1966), однако неясно, находится ли этот пункт в пределах заповедника. Нами вид *C. redowskiana* найден у восточной границы резервата в охранной зоне на хр. Поясовый Камень: западный макросклон горы Яныывондерсяхал, около 1 км к юго-западу от вершины 928.5 м, высота около 750 м над ур. м., верхняя граница редколесья, ивняково-ерниковая голубично-травяно-моховая тундра, 9 VII 1990, № 682, А. Л., З. У., Н. С. Исследованная популяция относится к типичному *C. redowskiana* с крупными (более

3.5 мм) мешочками, постепенно суженными в носик, с белопленчатыми кроющими чешуями и тонкими стеблями (около 0.5 мм толщ.).

Carex rupestris All. Этот аркто-альпийский вид найден в юго-восточной части заповедника в последнее время (Федотов, 1981). В дополнение к уже указанным (юго-западная часть хр. Яны-Пупу-нер и гора Медвежий Камень) следует привести новое его местонахождение на горе Койп: в 0.5 км к юго-западу от вершины, плато на высоте около 940 м над ур. м., на щебнистых пятнах среди кустарничково-мохово-лишайниковой тундры, 20 VII 1990, № 1060, А. Л., З. У., Н. С.

Carex sabynensis Less. ex Kunth. Прежние указания этого сибирского горного вида для заповедника относятся к бассейну р. Илыч (Егорова, 1976). Нами он найден в юго-восточной части резервата на хр. Яны-Пупу-нер в составе ивнячково-ерниковой травяно-моховой тундры в седловине на высоте около 750 м над ур. м. (6 VII 1990, № 566, А. Л., З. У., Н. С.).

По нашим наблюдениям, вид регулярно встречается в горнотундровой части западного макросклона хр. Поясовый Камень, где он собран на горах Яньывондерсяхал, Отыртэн и др.

Carex tenuiflora Wahlenb. Новый для заповедника циркумбореальный вид. Сведения о его распространении на юго-востоке республики Коми отсутствуют. Обнаружен нами сразу в нескольких пунктах в бассейне верхнего течения р. Печоры: водораздел ручья Рытыввож и р. Бол. Порожная, в 7 км к северу от устья последней, 30 VI 1990, № 390, А. Л., З. У., Н. С.; правый берег р. Бол. Порожная, в 5 км к северу от ее устья, 3 VII 1990, № 472, А. Л., З. У., Н. С.; левобережье р. Печоры, в 4 км к юго-востоку-востоку от вершины горы Койп, 13 VII 1990, № 884, А. Л., З. У., Н. С.; правобережье р. Печоры, в 5 км к юго-востоку от вершины горы Койп, 14 VII 1990, № 803, А. Л., З. У., Н. С.; левый берег р. Печоры, в 5 км к северо-востоку-востоку от вершины горы Койп, 6 VIII 1990, № 1511, А. Л., З. У., Н. С. Обычно *C. tenuiflora* растет на сильно обводненных облесенных окраинах болотных массивов в ивняково-осоково-сфагновых сообществах на кочках. По нашим наблюдениям, вид также встречается к югу от заповедника в верховьях рек, стекающих с хр. Поясовый Камень, Елимы, Хозьи, Уньи и Кисуньи. В бассейне р. Илыч его обнаружить не удалось.

Carex tripartita All. Аркто-альпийский циркумполярный вид, также новый для флоры заповедника. Нами он собран в нескольких пунктах хр. Яны-Пупу-нер, где встречен у снежников в нивальных сообществах либо в глубоко врезанных ущельях: юго-западная часть хребта, северо-восточный склон, высота около 840 м над ур. м., 27 VII 1990, № 1377, А. Л., З. У., Н. С.; восточный макросклон хребта, исток ручья Подкопенный, высота около 620 м над ур. м., 22 VII 1990, № 1171, А. Л., З. У., Н. С.; центральная часть хребта, северо-восточный склон пика 822 м (Заячий камень), высота около 720 м над ур. м., 28 VII 1990, № 1390, А. Л., З. У., Н. С. и др.

Вид не редок в высокогорьях Северного и Среднего Урала, в том числе и на юго-востоке республики Коми, где он наиболее представлен в разнообразных нивальных сообществах. Его отсутствие в сборах коллекторов с территории заповедника еще раз убеждает нас в слабой изученности его горной флоры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 2. С. 6—85. — *Егорова Т. В.* Система рода *Carex* (*Cyperaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 858—869. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1966. С. 135—223. — *Лавренко А. Н., Улле З. Г.* О новых и редких для Коми АССР видах растений // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 272—279. — *Ланина Л. Б.* Флора цветковых и сосудистых споровых растений Печорско-Ылычского заповедника // Тр. Печорско-Ылычского государственного заповедника. 1940. Вып. 3. С. 5—

149. — *Федотов В. В.* Список редких растений Печоро-Илычского заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1981. С. 18—30. — *Чернов Г. А.* Аллювиальные отложения Верхней Печоры и Ылыча // Тр. Печорско-Ылычского государственного заповедника. 1940. Вып. 1. С. 215—292. — *Crins W. J., Ball P. W.* Taxonomy of the *Carex flava* complex (*Cyperaceae*) in North America and northern Eurasia. II. Taxonomic treatment // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. N 4. P. 1048—1065.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Сыктывкар

Получено 5 V 1991

УДК 582.717.3.(470.65)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

А. Л. Комжа, А. М. Амирханов, И. А. Николаев

НОВЫЕ НАХОДКИ *SAXIFRAGA COLUMNARIS* И *SAXIFRAGA DINNIKII* (*SAXIFRAGACEAE*) В СЕВЕРНОЙ ОСЕТИИ (БОЛЬШОЙ КАВКАЗ)

A. L. KOMZHA, A. M. AMIRKHANOV, I. A. NIKOLAYEV. NEW RECORDS OF *SAXIFRAGA COLUMNARIS* AND *SAXIFRAGA DINNIKII* (*SAXIFRAGACEAE*) IN THE NORTHERN OSETIYA (THE GREAT CAUCASUS)

Сообщается о новых находках на Большом Кавказе редких эндемичных видов камнеломок, включенных в «красные книги» СССР и РСФСР.

В Северной Осетии выявлены новые местонахождения 2 редких видов камнеломок секции *Porophyllum* Gaudin. (=*Kabschia* Engl.) — *Saxifraga columnaris* Schmalh. и *S. dinnikii* Schmalh. Наибольший интерес представляют находки *S. dinnikii,* сделанные восточнее р. Урух.[1] 1) Северная Осетия, бассейн р. Камбилеевки, левый приток р. Герхи, восточный отрог горы Столовой (Скалистый хр.). На отвесных известняковых скалах каньона и крупных глыбах. Склон восточной экспозиции, 1700—1900 м над ур. м. Тяготеет к затененным скалам, но встречается на хорошо освещенных участках (14 V 1982, А. М. Амирханов, И. Т. Кучиев) (см. рисунок, *1*). 2) Северная Осетия, бассейн р. Урух, массив Кионхох (Скалистый хр.), г. Барзонд-Цагвери. Известняковые скалы. Склон восточной экспозиции, 3200 м над ур. м. (18 VI 1988, И. А. Николаев) (см. рисунок, *2*). Указанные местонахождения позволили внести значительные коррективы в ранее существовавшие представления о восточной границе ареала *S. dinnikii.* До недавнего времени вид отмечался в центральной части Скалистого хр. — от р. Малка на западе до р. Урух на востоке (Кудряшова, 1967, 1988а; Галушко, 1974, 1980; Куваев, 1984б) в пределах узкой полосы протяженностью порядка 120 км. Благодаря новым находкам к востоку от р. Урух установлено, что ареал вида имеет в 2 раза бо́льшую протяженность и приурочен к Скалистому хр. не только на всем Центральном Кавказе, но и в западной части Восточного Кавказа.

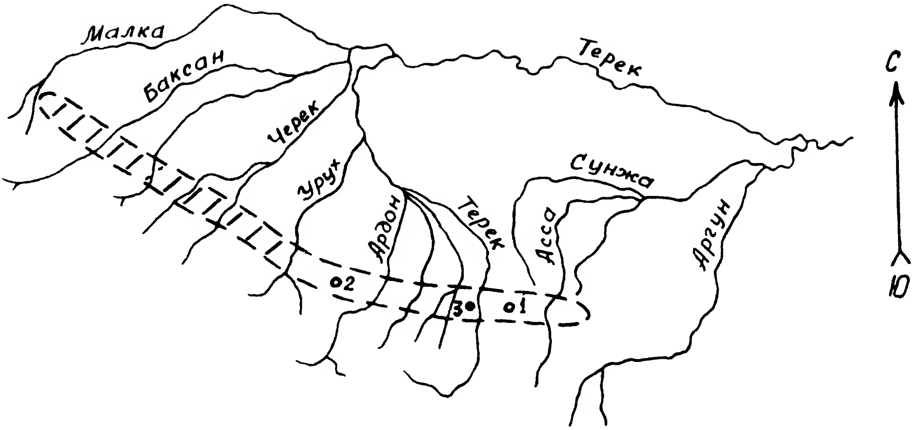
На восточном склоне горы Столовой вместе с *S. dinnikii* был также собран вид *S. columnaris.* Популяции обоих видов многочисленны, без признаков угнетенности, растения обильно цвели. Прежде *S. columnaris* отмечался лишь на южном склоне этого массива (Галушко, 1973; Кудряшова, 1988б).

Следует отметить, что *S. dinnikii* встречается в Северной Осетии редко. Распространение этого вида имеет характер вкраплений в популяции *S. columnaris*, который местами довольно обычен.

Известные ранее в литературе и по гербарным образцам (LE, MW) сборы *S. columnaris* с массивов Кионхох, Кариухох и Тбаухох Скалистого хр. между

---

[1] Здесь приводятся данные о высотном интервале и гидрографической приуроченности местонахождений, уточненные по сравнению с указанными ранее (Амирханов, 1989; Амирханов, Комжа, 1989).



Распространение *Saxifraga columnaris* и *S. dinnikii* на Скалистом хр. (Большой Кавказ).

Пунктиром очерчен ареал *S. columnaris*, точкой (*3*) отмечена новая находка вида. Штриховкой показан ареал *S. dinnikii* в ранее признаваемых границах, кружками (*1*, *2*) — новые находки вида.

реками Урух и Гизельдон были в последние годы подтверждены сотрудниками Северо-Осетинского заповедника (17 V 1984, Н. Д. Филонов; 16 VI 1984, К. П. Попов, А. Л. Комжа; 9 V 1985, С. К. Алексеев, И. Т. Кучиев; 8 VI, 11 VI, 14 VI 1986, С. Баринов; 26 V 1988, 18 VI 1988, 1 VII, 31 VII 1990, 1 VIII 1990, И. А. Николаев; 31 V 1991, П. И. Вейнберг). Сделана новая находка вида с горы Араухох Скалистого хр. в междуречье Геналдона и Терека (23 IX 1990, И. А. Николаев) (см. рисунок, *3*). Во всех указанных местонахождениях отмечены многочисленные жизнеспособные популяции *S. columnaris*. Растения приурочены к отвесным или нависающим известняковым скалам всех экспозиций, тяготеют к затененным участкам (кулуарам, нишам).

Обработка материалов по *S. columnaris* и *S. dinnikii* из Северной Осетии позволяет констатировать, что оба вида отмечены в пределах Скалистого хр. в высотном интервале 1700—3200 м над ур. м. Они распространены в верхней части лесного пояса, в субальпийском и альпийском поясах на известняковых скалах в идентичных экологических условиях, причем *S. dinnikii* произрастает только совместно с *S. columnaris*. Следовательно, вывод А. И. Галушко (1976) об отсутствии у этих 2 видов как высотного, так и горизонтального замещения, сделанный применительно к их распространению в западной части Центрального Кавказа, закономерен и для восточной части этого региона: здесь их ареалы также полностью налагаются друг на друга.

Что касается полного совпадения рассматриваемых ареалов на всем их протяжении вдоль Скалистого хр., то этот вывод пока не нашел подтверждения, поскольку *S. columnaris* прослеживается на восток до верховьев р. Фортанга (28 IX 1967, В. Прима, М. Умаров; LE), что несколько дальше крайнего известного местонахождения *S. dinnikii* на горе Столовой. Однако, исходя из того что в западной и центральной частях ареала вида *S. columnaris* ему сопутствует *S. dinnikii*, можно предположить: подобная закономерность будет прослеживаться и в восточной части ареала *S. columnaris*. Поэтому не исключена возможность новых находок *S. dinnikii* на Скалистом хр. к востоку от горы Столовой.

Касаясь материалов по *S. columnaris* и *S. dinnikii* в «красных книгах» СССР (Куваев, 1984а, б) и РСФСР (Кудряшова, 1988б), мы хотим, ни в коей мере не умаляя ценности этих публикаций, отметить наличие в них отдельных неточностей. Возможно, наши дополнения будут полезны при последующих изданиях этих книг. Так, указание на «северные склоны Главного Кавказского хр.» (Куваев, 1984а, б : 369) как на область распространения этих видов нам представляется не совсем корректным, поскольку ареалы обеих камнеломок на северном макросклоне Большого Кавказа строго приурочены к Скалистому хр. Малоубедительным является упоминание о лавинах и камнепадах как основных факторах, лимитирующих численность этих хорошо адаптированных к специфическим условиям обитания видов, поскольку в горах лавины и камнепады — довольно обычные природные явления. В заметке о *S. columnaris* в «Красной книге РСФСР» (Кудряшова, 1988б) точка на карте ареала, соответствующая, как следует из текста, находке вида на горе Столовой, значительно смещена по меридиану на север, в область предгорий, где *S. columnaris* не встречается.

В заключение отметим, что в настоящее время угрозы популяциям *S. columnaris* и *S. dinnikii* в Северной Осетии нет, поскольку все они приурочены к труднодоступным горным районам.

Цитируемые гербарные образцы хранятся в Гербарии Северо-Осетинского заповедника (Северная Осетия, г. Алагир). Дублеты новых находок переданы в Гербарий БИН РАН (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амирханов А. М. Новые находки *Saxifraga columnaris* Schmalh. в Северной Осетии // Редкие и исчезающие виды растений и животных, флористические и фаунистические комплексы Северного Кавказа, нуждающиеся в охране. Тез. докл. науч.-практич. конф. Грозный, 1989. С. 20—21. — *Амирханов А. М., Комжа А. Л.* К уточнению восточной границы ареала *Saxifraga dinnikii* Schmalh. // Там же. С. 19. — *Галушко А. И.* Новые и редкие растения Северного Кавказа // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1973. Т. 10. С. 324—330. — *Галушко А. И.* Ботанические объекты Центрального Кавказа, подлежащие охране // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 5. С. 742—754. — *Галушко А. И.* Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1976. С. 5—130. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 3. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1980. 328 с. — *Куваев В. Б.* Камнеломка колончатая — *Saxifraga columnaris* Schmalh. // Красная книга СССР. М.: Лесная пром-ть, 1984а. С. 368—369. — *Куваев В. Б.* Камнеломка Динника — *Saxifraga dinnikii* Schmalh. // Красная книга СССР. М.: Лесная пром-ть, 1984б. С. 369. — *Кудряшова Г. Л.* *Saxifragaceae* DC. — Камнеломковые // Деревья и кустарники Северного Кавказа. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Нальчик, 1967. С. 166—176. — *Кудряшова Г. Л.* Камнеломка Динника — *Saxifraga dinnikii* Schmalh. // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988а. С. 414—415. — *Кудряшова Г. Л.* Камнеломка колончатая — *Saxifraga columnaris* Schmalh. // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988б. С. 414.

Северо-Осетинский заповедник
Алагир

Получено 23 I 1992

УДК 581.9 (571.65)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

А. Н. Беркутенко, Н. А. Сазанова

О НАХОДКЕ *ISOËTES MARITIMA* (*ISOËTACEAE*) В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. N. BERKUTENKO, N. A. SASANOVA. ON THE RECORD OF *ISOËTES MARITIMA* (*ISOËTACEAE*) IN THE MAGADAN REGION

Сообщается о находке в оз. Чистом, расположенном на юге Магаданской обл., редкого водного папоротника *Isoëtes maritima*, включенного в «Красную книгу СССР» и «Красную книгу РСФСР». Ранее в нашей стране этот вид был известен только с Командорских о-вов. Обосновывается необходимость создания на озере, изобилующем водными реликтовыми растениями, ботанического заказника.

Isoëtes beringensis Kom. был описан с Командорских о-вов в «Красной книге СССР» (Денисова, 1984) и в сводке С. С. Харкевича и Н. Н. Качура (1981) приводился как эндемик этих островов. В дальнейшем была установлена тождественность его ранее описанному *I. maritimus* Underw., и в работе В. Н. Ворошилова (1982), в «Красной книге РСФСР» (Харкевич, 1988), в последней сводке по флоре Командорских о-вов (Пономарева, Яницкая, 1991) данный вид значится под этим названием. За пределами нашей страны он известен в Северной Америке. E. Hulten (1968) приводит его как *I. muricata* Dur. subsp. *maritima* (Underw.) Hult. для Аляски, Алеутских и Командорских островов. При этом он делает замечание, что данный таксон нуждается в дальнейшем детальном изучении. *I. beringensis* Kom. приведен Hulten как синоним *I. muricata* subsp. *maritima.*

В конце июля—начале августа 1991 г. авторами этой публикации проводилось флористическое обследование оз. Чистого, расположенного на юге Магаданской обл., к востоку от г. Магадана, близ 153° в. д. и 59° с. ш. Это пресноводное озеро термокарстового происхождения является третьим по величине в Магаданской обл. Длина его 9, ширина 6 км, площадь 4050 га. Средняя глубина 4, наибольшая — 8 м. Наименьшее расстояние от побережья Охотского моря — 18 км. Берега озера были необитаемы, но с 1980 г. здесь действует стационар управления Охотскрыбвод. К ближайшему пос. Атаргану, расположенному на побережье, ведет вездеходная дорога протяженностью 33 км.

Максимальная температура воды в озере +14 °С. Ледостав отмечается в середине октября, вскрытие льда происходит в середине июля. В озеро впадает 20 ручьев с постоянным или сезонным стоком, вытекает р. Белая, впадающая затем в р. Ола. Реакция воды близка к нейтральной. В озере постоянно обитает 6 видов рыб, иногда заходят на нерест кета, горбуша, кижуч. В настоящее время ихтиологами начаты работы по акклиматизации чира.

Растительность в окрестностях озера представлена редкостойными лиственничниками из *Larix gmelinii* с участием в подлеске *Betula divaricata, Pinus pumila, Salix schwerinii, S. krylovii, Ledum decumbens, Spiraea stevenii, S. salicifolia, Pentaphylloides fruticosa, Lonicera edulis.* Ярус кустарничков и полутрав образуют весьма обычные и обильные *Rubus chamaemorus, R. arcticus, Chamaepericlymenum suecicum, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Empetrum nigrum* s. l., *Arctous alpina, Linnaea borealis.* Разнотравье представлено *Calamagrostis langsdorffii, Iris setosa, Chamerion angustifolium, Carex globularis, Tanacetum boreale, Veratrum oxysepalum, Stellaria radians, Angelica gmelinii, Valeriana capitata, Trientalis europaea, Thalictrum sparsiflorum, Moehringia lateriflora, Cacalia hastata, Geranium erianthum* и др.

Пожар 1989 г. ускорил процесс заболачивания в этом и без того богатом торфяниками районе. На сфагновых болотах и сплавинах обычны *Carex rariflora, C. rotundata, Comarum palustre, Chamaedaphne calyculata, Andromeda polifolia, Oxycoccus microcarpus, Menyanthes trifoliata, Smilacina trifolia, Eriophorum russeolum, Drosera rotundifolia* и др.

Берега озера поросли *Cicuta virosa, Carex vesicata, C. rhynchophysa, Arctophila fulva, Caltha arctica,* на песчано-илистых отмелях и косах обычны *Ranunculus gmelinii, R. reptans, Parnassia palustris, Chamerion latifolium, Eleocharis acicularis, Polygonum scabrum, Barbarea orthoceras* и др.

Флора окрестностей озера не отличается своеобразием и довольно бедна, в ней насчитывается около 150 видов сосудистых растений, из заносных видов отмечены только *Stellaria media* и *Chamomilla suaveolens.* Наибольший интерес представляет водная флора озера. Специальных флористических исследований на озере не проводилось до 1990 г. Фрагментарные сведения о флоре озера представлялись зоологами. На основе этих сведений А. П. Хохряков (1985) привел для этого озера редкий вид *Calla palustris* L.

Летом 1990 г. Н. А. Сазановой и О. А. Мочаловой наряду со сборами агариковых грибов были произведены сборы сосудистых растений, произрастающих в озере и его окрестностях. Обработка этого гербария показала, что в оз. Чистом обитают такие редкие в Магаданской обл. виды водных растений, как *Sagittaria natans, Potamogeton natans, Polygonum amphibium, Nymphaea tetragona, Nuphar pumila.* Местонахождения их в этом озере дополнили известные немногочисленные пункты встречаемости в Магаданской обл. (Беркутенко, 1987). *Nuphar pumila* включен в сводку Харкевича и Качура (1981), но оказался не указанным для Магаданской обл. На побережье Охотского моря в пределах Магаданской обл. этот вид был известен только из среднего течения р. Кава. *Potamogeton natans* был зарегистрирован только в континентальной части Магаданской обл., в окр. пос. Сеймчан, и не отмечался раньше с побережья Охотского моря. Для *Polygonum amphibium* оз. Чистое явилось вторым пунктом его нахождения в области в приохотской части (вид известен также из двух пунктов в бассейне р. Колымы и из одного — в бассейне р. Анадырь). Наряду с редкими в озере произрастают такие обычные виды, как *Hippuris vulgaris, Batrachium trichophyllum,* виды *Sparganium, Callitriche, Potamogeton,* видовая принадлежность которых требует дальнейшего изучения. Обилен в озере *Myriophyllum verticillatum.*

При обследовании водной флоры озера летом 1991 г. близ истока р. Белой был найден *Isoëtes.* Здесь отмечены многочисленные экземпляры этого растения от 1.5 до 6 см выс., как растущие на мелководье, так и выброшенные на берег после шторма.

Во флоре Магаданской обл. род *Isoëtes* отсутствовал. В качестве вида, известного из соседних районов Камчатской обл., Хохряков (1985) приводит в своей монографии *I. asiatica* (Makino) Makino. Исследование образцов под микроскопом показало наличие большого количества устьиц на листьях и притупленных бородавчатых образований на макроспорангиях. Отсюда следует, что в оз. Чистом нами были найдены экземпляры *I. maritima.* Несмотря на то что озеро необитаемо, его довольно часто посещают туристы, охотники и рыболовы. В связи с наличием в озере внесенного в «красные книги» вида *I. maritima,* богатством озера редкими реликтовыми водными видами сосудистых растений здесь необходимо организовать ботанический заказник.

Таким образом, флора Магаданской обл. пополнилась новыми для нее родом и видом. В то же время из флоры Магаданской обл. должны быть исключены как ошибочно приведенные для нее *Acelidanthus anticleoides* Trautv. et Mey., *Cornopteris pterorachis* (Christ.) Tard., *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Papaver miyabeanum* Tatewaki, *Diphasium sitchense* (Rupr.) A. et D. Löve, *Salix nakamurana* Koidz., *S. kimurana* Miyabe et Tatewaki, *Pinguicula algida* Malysch. Ряд указаний о встречаемости других видов нуждается в ревизии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Препринт. Магадан, 1987. 74 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Денисова Л. В.* Полушник берингийский // Красная книга СССР. М.: Лесная пром-ть, 1984. Т. 2. С. 221. — *Пономарева Е. О., Яницкая Т. О.* Растительный покров Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ, 1991. С. 59—98. — *Харкевич С. С.* Полушник морской // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. С. 484. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 231 с. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 397 с. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford: Univ. Press, 1968. 1008 p.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 28 XII 1991

УДК 581.9 (477.75)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 7

И. И. Маслова

НАХОДКА *CENCHRUS PAUCIFLORUS* (*POACEAE*) В КРЫМУ

I. I. MASLOVA. THE RECORD OF *CENCHRUS PAUCIFLORUS* (*POACEAE*) IN CRIMEA

Сообщается о находке ценхруса малоцветкового *Cenchrus pauciflorus* в Крыму, окр. г. Белокаменска Севастопольского р-на, на ж.-д. полотне. Установлены площадь локального местообитания, численность, возрастной состав популяции вида.

Во время полевых исследований по выявлению и популяционно-количественному учету редких и эндемичных растений Крыма 29 июля 1989 г. в окр. г. Белокаменска (Инкермана) Севастопольского р-на Крымской обл. был найден новый для флоры Крыма адвентивный злак — ценхрус малоцветковый *Cenchrus pauciflorus* Benth. из трибы просовых *Paniceae* R. Br., распространенный в умеренной зоне Северной и Южной Америки.

Для флоры Украины этот злак приводится по его первой находке в окр. с. Луч Скадовского р-на Херсонской обл., где он обнаружен в 1950 г. Д. К. Ларионовым и определен им как ценхрус якорцевый *C. tribuloides* L. (Ларионов, 1951). В дальнейшем это название приводится как синоним *C. pauciflorus* Benth. (Прокудин, 1965; Цвелев, 1974).

В. В. Протопоповой (1973) *C. pauciflorus* на территории Украины приводится из трех районов Херсонской обл. — Скадовского, Голопристаньского и Цурюпинского. В 1986 и 1987 г. *C. pauciflorus* обнаружен в Молдавии, где произрастает небольшими колониями вдоль железных дорог, в рудеральных сообществах выступает как субдоминант, а местами образует чистые заросли площадью до нескольких квадратных метров (Кухарская, Мырза, 1989). Приблизительно в то же время (в августе—сентябре 1988 г.) *C. pauciflorus* обнаружен на песках в окр. Киевского речного порта, а также в значительном количестве недалеко от железной дороги (Киев-Днепровской станции) (Мосякин, 1989); автор делает вывод, что в окр. Киева *C. pauciflorus* полностью натурализовался и находится в стадии быстрой экспансии. Это требует принятия карантинных мер.

Темпы и характер распространения вида *C. pauciflorus* позволяют предположить, что впервые он был занесен в нашу страну через южный порт, а затем распространялся по железным дорогам и речным транспортом.

В Крыму *C. pauciflorus* найден также на полотне ж.-д. ветки, ведущей к карьеру по добыче строительного камня. Субстрат насыпи, на котором *C. pauciflorus* произрастает совместно с *Setaria viridis* (L.) Beauv., представляет собой песчанистый известняк, свежий по степени увлажнения. Было собрано несколько плодоносящих, начавших диссеминировать особей. Локальное (в понимании В. Л. Голубева, 1977) местообитание занимает площадь около 0.5 км^2. Популяция нормальная, средневозрастная (по: Работнов, 1950), представлена зрелыми генеративными особями. Жизненность высокая; особи достигают 0.25 м выс. Численность популяции — 2500 особей, плотность — 5 особей/м^2. По-видимому, это же местообитание является и обособленным.

Cenchrus pauciflorus относят к эпикофитам (видам, которые хорошо приспособились к новым условиям, плодоносят, но произрастают только на отдельных участках) (Протопопова, 1973), что, очевидно, связано с его псаммофитностью (стенобионтностью).

Потенциально *C. pauciflorus* Benth. является злостным сорняком, особенно опасным на пастбищах для овец; предложены меры борьбы с ним (Ларионов, 1951; Прокудин, 1965; Протопопова, 1973; Цвелев, 1974; Кухарская, Мырза, 1989).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. 1977. Вып. 1. № 32. С. 11—15. — *Кухарская Л. Г., Мырза М. В. Cenchrus pauciflorus* Benth. — новое в Молдавии адвентивное растение // Бот. иссл. Кишинев, 1989. № 5. С. 112—115. — *Ларионов Д. К.* Ценхрус якорцевый (*Cenchrus tribuloides* L.) на Украине // Бот. журн. АН УССР. 1951. Т. 8. № 3. С. 78—79. — *Мосякин С. Л.* Флористические находки в г. Киеве и его окрестностях // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 4. С. 21—23. — *Протопопова В. В.* Адвентивные растения лесостепи и степи Украины. Киев: Наукова думка, 1973. С. 141—142. — *Прокудин Ю. Н.* Род *Cenchrus* L. // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1965. С. 66. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 465—483. — *Цвелев Н. Н.* Род *Cenchrus* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 404.

Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 20 XI 1991

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 551.8 : 551.481.2 : 581.5.001.92
© 1992

Г. А. Елина, Т. К. Юрковская

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПАЛЕОГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА КАК ОСНОВА ОБЪЕКТИВИЗАЦИИ ПРИЧИН СУКЦЕССИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ БОЛОТ

G. A. ELINA, T. K. YURKOVSKAYA. METHODS OF PALAEOHYDROLOGICAL REGIME DETERMINATION AS THE BASIS FOR THE OBJECTIVIZATION OF THE CAUSES OF MIRE VEGETATION SUCCESSIONS

Палеогидрологический режим болот до последнего времени реконструировался только с помощью косвенных методов. Авторы предлагают два метода прямой оценки этого режима в динамике, т. е. от начала формирования болота до настоящего времени. Корреляция показателей, полученных прямыми и косвенными методами, позволяет составить представление о палеогидрологии конкретного болота и ландшафта в целом.

Анализ процесса развития болот в голоцене и объяснение причин сукцессий растительности станут более объективными при учете характера водного режима болот, несомненно, менявшегося на протяжении голоцена. В палеогеографии известен ряд методов, которые дают возможность получить косвенное представление о палеогидрологии болот. Среди них спорово-пыльцевой анализ, информационно-статистический метод определения палеоклимата (Климанов, 1976) и некоторые другие.

Для повышения достоверности оценок при восстановлении палеогидрологического режима болот возникла необходимость поиска новых, нетрадиционных методов. Особенно эффективным оказался метод определения индекса влажности. Этот метод использовался нами неоднократно (Елина, Юрковская, 1986; Юрковская и др., 1989), однако детального описания ранее не приводилось. Дальнейшая апробация метода дала столь многообещающие результаты, что мы сочли целесообразным привести подробное его изложение, с тем, чтобы им могли воспользоваться все заинтересованные в этом исследователи.

Как известно, любая торфяная залежь представлена слоями разных видов торфов, различающихся по составу и соотношению остатков растений-торфообразователей. Каждый вид торфа — это отражение не только материнских сообществ, но и трофности, проточности, уровня грунтовых вод (УГВ) болота. Последние показатели находятся в прямой зависимости от общих природно-климатических параметров, отражением которых является общая гидрология местности. Поэтому конечная цель новых методов — количественная оценка гидрологии болота в ее динамике и сопоставление ее с региональными изменениями климата, в частности с количеством осадков.

Для получения сравнимых данных авторы предлагают оценивать гидрологический режим болот с помощью понятия «индекс влажности» (ИВ). Особенный интерес ИВ приобретает при определении ряда его значений в непрерывной последовательности от начала формирования болота до современности. Известно, что растений-торфообразователей не так уж много (Елина, 1979). Исходя из этого, а также зная их отношение к водному режиму, каждому растению-тор-

ТАБЛИЦА 1

Отношение растений-торфообразователей к гидрологическому режиму (по 10-балльной шкале)

Растение	Балл	Растение	Балл
Pinus sylvestris	1	*Sphagnum squarrosum*	6
Picea abies	1	*S. papillosum*	6
Betula pubescens	1	*S. warnstorfii*	6
Alnus incana	2	*S. compactum*	6
Salix sp. sp.	2	*Meesia triquetra*	6
Fruticuli paludosi	1—2*	*Paludella squarrosa*	6
Pleurozium schreberi	2	*Carex chordorrhiza*	7
Sphagnum fuscum	3	*C. limosa*	7
Dicranum sp. sp.	3	*Sphagnum tenellum*	7
Polytrichum sp. sp.	3	*S. fallax*	7
Mylia anomala	3	*S. balticum*	7
Eriophorum vaginatum	4	*S. teres*	7
Carex pauciflora	4	*Calliergon* sp. sp.	7
Calamagrostis sp. sp.	4	*Mnium* sp. sp.	7
Molinia caerulea	4	*Bryales*	7—8**
Sphagnum capillifolium	4	*Menyanthes trifoliata*	8
S. centrale	4	*Scheuchzeria palustris*	8
S. magellanicum	4	*Sphagnum subsecundum*	8
S. sect. *Acutifolia*	4	*S. lindbergii*	8
Aulacomnium palustre	4	*S. obtusum*	8
Carex lasiocarpa	5	*Scorpidium scorpioides*	8
C. rostrata	5	*Drepanocladus fluitans*	8
Sphagnum angustifolium	5	*Drepanocladus* sp. sp.	8
S. girgensohnii	5	*Phragmites australis*	8—9**
S. rubellum	5	*Equisetum fluviatile*	9
Calliergon stramineum	5	*Sphagnum majus*	9
Carex sp. sp.	6	*S. cuspidatum*	9
Carex caespitosa	6	*Nuphar lutea*	10
Eriophorum polystachyon	6	*Scirpus lacustris*	10

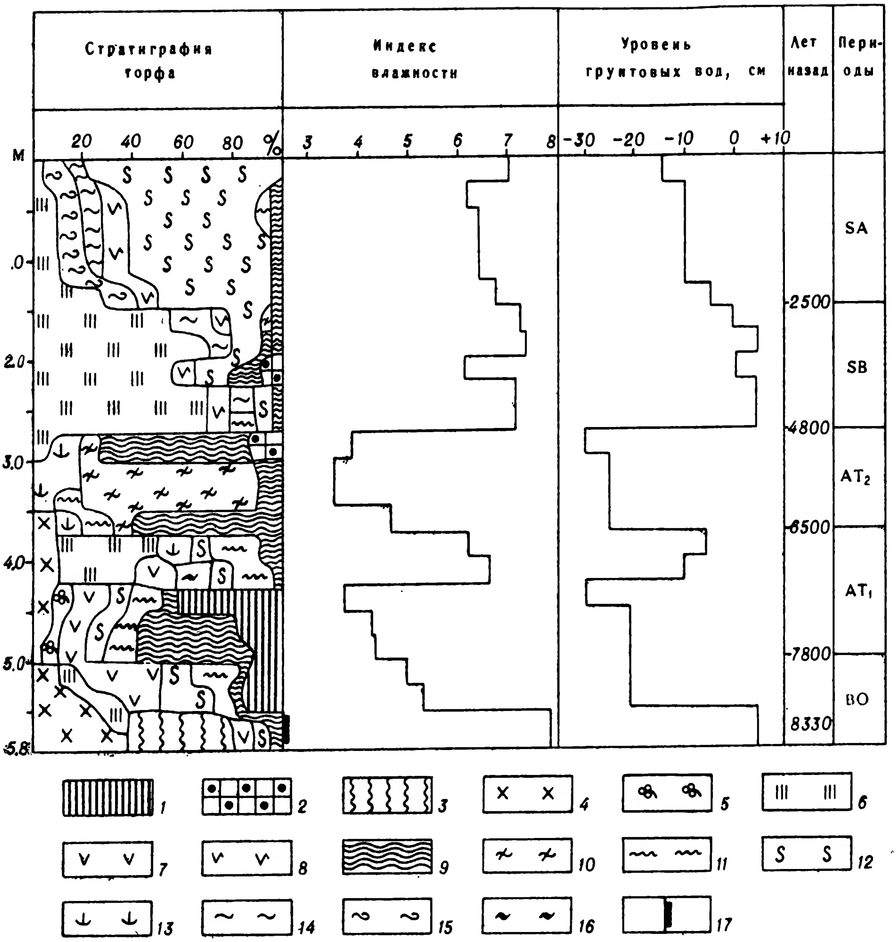
Примечание. * Для кустарничков балл 1 дается в случае преобладания деревьев, 2 — при малом количестве деревьев и большом количестве сфагнов. ** Тростник и гипновые мхи в сочетании с болотными растениями оцениваются баллом 7, с прибрежно-водными — 8, с водными — 9.

ТАБЛИЦА 2

Пример расчета индекса влажности

Остатки растений в торфе	Количество остатков растений в торфе, %	Баллы (из табл. 1)	Сумма баллов для вида
Scheuchzeria palustris	55	8	440
Carex limosa	5	7	35
Eriophorum vaginatum	5	4	20
Sphagnum majus	10	9	90
S. balticum	10	7	70
S. papillosum	10	6	60
S. sect. *Acutifolia*	5	4	20
Сумма	100		735
Индекс влажности			7.35

фообразователю или их экологической группе мы придали количественные значения в баллах (от 1 до 10). Гидрофильно-психрофильные растения (деревья, кустарники и кустарнички) оценены наименьшим баллом, гидрофильно-субпсихрофильные (пушицы, некоторые осоки) — средним, гипергидрофильные — высшим (табл. 1). ИВ рассчитывается от общей суммы баллов. Для упрощения построения графиков необходимо уменьшить в 100 раз полученную сумму баллов.



Значения индекса влажности и уровня грунтовых вод одного из стратиграфических разрезов торфяной залежи болота Хийлисуо (спорово-пыльцевая диаграмма этого разреза опубликована в работе Елиной, 1981).

1—16 — остатки растений в торфе: *1* — *Pinus* + *Betula*, *2* — *Pinus sylvestris*, *3* — *Phragmites australis*, *4* — *Equisetum fluviatile*, *5* — *Menyanthes trifoliata*, *6* — *Scheuchzeria palustris*, *7* — *Carex lasiocarpa*, *8* — *Carex limosa*, *9* — *Eriophorum vaginatum*, *10* — *Sphagnum fuscum*, *11* — *S. magellanicum*, *12* — *S. papillosum*, *13* — *S. angustifolium*, *14* — *S. balticum*, *15* — *S. majus*, *16* — *S. subsecundum*; *17* — место отбора образца на радиоуглеродный анализ (возраст — 8530 ± 80 л. н.).

Последовательность расчетов для получения конечного значения ИВ дана на примере шейхцериево-сфагнового верхового торфа с глубины 1.75 м, отобранного на болоте Хийлисуо (табл. 2).

Для контроля мы предлагаем второй метод, а именно реконструкцию уровня грунтовых вод (УГВ) материнских сообществ в тех же слоях торфа в полной их последовательности. Для получения значений УГВ используется принцип актуализма, когда допускается, что прошлые растительные сообщества существовали примерно в тех же гидрологических условиях, что и современные. Например, в сосново-пушицево-сфагновых сообществах УГВ чаще всего находится в пределах 30—40 см ниже поверхности, а в шейхцериево-сфагновых — на поверхности или ниже ее на 2—3 см.

Сопоставив полученные значения ИВ и УГВ всех существовавших в прошлом сообществ конкретного болота, получаем две серии контролирующих друг друга показателей, наглядно сопоставимых при графическом изображении (см. рисунок). Анализ кривых ИВ и УГВ позволяет не только объяснять характер смен растительности на болоте, но и вносить соответствующие коррективы в состояние палеогеографических условий изучаемой территории.

Вернемся к примеру по динамике растительности, исходя из соответствующих смен видов торфа (на болоте Хийлисуо). Не приводя детального разбора хода смен растительности и гидрологии болота, остановимся лишь на резких перепадах ИВ и УГВ. Так, ИВ на глубине 5.75 м, равный 7.75, свидетельствует о высокой влажности болота, а экология доминирующих видов и значительная степень разложения торфа (более 50%) — о хорошей проточности. Такое сочетание факторов могло обеспечиваться только при условии нахождения базиса эрозии ниже поверхности болота. Изучение трансрегрессивной деятельности Онежского оз., вблизи которого расположено болото Хийлисуо, подтверждает эти наши реконструкции: 8500—8300 лет назад (далее — л. н.) озеро находилось в стадии регрессии (Девятова, 1986).

После уровня, датированного по ^{14}C временем 8330 л. н., происходят постепенное уменьшение ИВ и распространение лесных травяно-сфагновых сообществ, а затем резкое его увеличение — до 7 (на глубине 4.25 м). Значительное обводнение болота (глубина 4.5 м), когда лесные сообщества «мгновенно» сменились шейхцериево-сфагновыми, датировано временем примерно 7000 л. н. В данном случае видно явное нарушение хода эндодинамического процесса смен растительности. Причины здесь, конечно, не климатические, поскольку климат, в частности влажность, меняется всегда постепенно. Возможно, что обводнение болота произошло в результате локального нарушения стока с болота вследствие землетрясения на Заонежском п-ове, которое геологи датируют временем 7200 л. н. (Лукашов и др., 1989).

Более подробный анализ колебаний ИВ и УГВ данного разреза и корреляция смен растительности на болоте с событиями природной среды в голоцене не входят в задачу настоящей статьи. Отметим лишь, что в разрезе болота Хийлисуо видны еще два контактных уровня с резко различными ИВ — на глубинах 3.75 и 2.75 м. В числе возможных причин этих экзогенных смен растительности могли быть колебания уровня Онежского оз. и циклические изменения влажности климата (Шнитников, 1957).

Таким образом, индекс влажности в непрерывной временнóй последовательности, дополненный и скоррелированный с уровнем грунтовых вод, дает объективное представление о динамике гидрологического режима болот. Благодаря этому показатель палеогидрологии, труднее всего реконструируемый, через ИВ и УГВ получает прямую количественную оценку для болот и косвенную — для окружающих суходолов. При этом возможны и более широкие палеогеографические выводы. Для указанных целей наиболее информативными являются разрезы болот из бассейнов крупных водоемов, где на циклы увлажненности климата накладывается трансгрессивно-регрессивная деятельность озер. Здесь сила влияния экзогенных факторов на развитие болот превышает силу влияния эндогенных факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Девятова Э. И. Природная среда и ее изменение в голоцене. Петрозаводск: Карелия, 1986. 107 с. — *Елина Г. А.* Реконструкция растительности болот по ботаническому и спорово-пыльцевому анализам // Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 62—75. — *Елина Г. А.* Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 156 с. — *Елина Г. А., Юрковская Т. К.* Методы реконструкции водного режима болот голоцена // Методы исследования озерных отложений в палеоэкологических и палеоклиматических аспектах. Тез. докл. Вильнюс, 1986. С. 26—28. — *Климанов В. А.* К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вестн. МГУ. Сер. геогр. 1976. № 2. С. 92—98. — *Лукашов А. Д., Ильин В. А., Экман И. М.* Объяснительная записка к карте четвертичных отложений бассейна Онежского озера. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1989. — *Шнитников А. В.* Изменчивость общей увлажненности северного полушария // Зап. ВГО. Новая сер. 1957. Т. 16. 357 с. — *Юрковская Т. К., Елина Г. А., Климанов В. А.* Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья реки Пинеги (Архангельская область) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1711—1722.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 VII 1991

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.75
© 1992

Н. В. Степанов, Е. Н. Муратова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

N. V. STEPANOV, E. N. MURATOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF HIGHER PLANTS OF FLORA OF THE KRASNOYARSK REGION

Представлены числа хромосом для 12 таксонов некоторых семейств хвойных и цветковых растений.

Pinaceae

Abies sibirica Ledeb., 2n = 24. Красноярский край, Емельяновский р-н, Мининский лесхоз, Еловское лесничество, 1990 г., Терентьев (ИЛиД).[1]

Picea obovata Ledeb., 2n = 24. Красноярский край, окр. г. Туруханска, 1990 г., Говорин (ИЛиД).

Asteraceae

Artemisia gmelinii Web. ex Stechm., 2n = 54. Окр. г. Красноярска, в 1 км к востоку от совхоза Удачного, 1990 г., Степанов (КГУ).

Convolvulaceae

Convolvulus arvensis L., 2n = 50. Окр. г. Красноярска, микрорайон Пашенный, 1990 г., Степанов (КГУ).

Lamiaceae

Galeopsis bifida Boenn., 2n = 30. Красноярский край, Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1991 г., Степанов (КГУ).

Onagraceae

Epilobium adenocaulon Hausskn., 2n = 36. Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, Солонечный ключ, 1991 г., Степанов (КГУ).

Orchidaceae

Epipactis helleborine (L.) Crantz, 2n = 40. Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, Осиновская гора, южный склон, 1991 г., Степанов (NS).

---

[1] Гербарные образцы упоминающихся растений хранятся в гербариях Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО РАН (ИЛиД), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS), Красноярского университета (КГУ) и Красноярского пединститута (KRAS).

Poaceae

Echinochloa crusgalli (L.) Beauv., **2n = 36**. Красноярский край, Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1991 г., Степанов (КГУ).

Polygonaceae

Polygonum hydropiper L., **2n = 18** (единичный проросток). Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, берег р. Танзыбей, 5 км ниже поселка, 1989 г., Степанов (KRAS, КГУ).

P. tomentosum Schrank (*P. lapathifolium* L. subsp. *pallidum* (With.) Fries), **2n = 22**. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, западный склон Китаевой горы, 1989 г., Степанов (KRAS, КГУ).

Rosaceae

Agrimonia pilosa Ledeb., **2n = 56**. Окрестности г. Красноярска и д. Базаихи, близ ручья Каштак, в 1 км к северу от границы заповедника «Столбы», 1990 г., Степанов (КГУ).

Violaceae

Viola dactyloides* Schult., **2n = 24. Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, Осиновская гора, юго-западный склон, 1991 г., Степанов (NS, КГУ).[2]

Красноярский университет
Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 20 XII 1991

---

[2] Звездочкой у названия вида отмечены данные, новые для России.

CONTENTS

Page

Agadjanian A. M. On the evolution of self-compatibility in angiosperms: the genomic mutations 1
Kravtsova T. I. Fruit structure in the tribe *Parietarieae* (*Urticaceae*) in relation to its systematics 12
Petrovsky V. V., Plieva T. V. On the flora of the north-western part of the Anyuy Upland . 30
Sheremetiev S. N., Gamaley Yu. V., Shiyrevdamba Ts. The comparative structural-functional analysis of desert, steppe and meadow plants of Mongolia 44

COMMUNICATIONS 60

Golovneva L. B., Herman A. B. New data on composition and age of flora of the Koryak Formation (the North-Eastern part of Russia) 60
Gvaladze G. E., Akhalkatsi M. Sh. On depression of chalazal part of an embryo sac in angiosperms 71
Sorokin S. N., Punina E. O. On karyosystematics of *Zingeria biebersteiniana* (*Poaceae*) . . . 75
Budantsev A. L. The morphological transformations of inflorescences in the species of the genus *Nepeta* (*Lamiaceae*) 79
Vysotsky V. A., Upadyshev M. T. Morphoses in clonal microreproduction of *Rubus occidentalis* and *Rubus fruticosus* (*Rosaceae*) 85
Basargin D. D. The taxonomical identity of *Saussurea oxyodonta* (*Asteraceae*) 91

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 98

Dombrovskaya A. V. *Stereocaulon alpestre* comb. nov. (*Lichenes*, *Stereocaulaceae*) 98
Barreto A., Yakovlev G. P. A new species of the genus *Chamaecrista* (*Fabaceae, Caesalpinioideae*) from Cuba 100

FLORISTIC FINDINGS 102

Zhurbenko M. P., Timdal E. *Aspicilia excavata* (*Lichenes*), a new for Russia species of lichens from Pinezhye 102
Makryi T. V. The new for the flora of Russia lichens from the Baikal region of Siberia . . . 103
Lavrenko A. N., Ulle Z. G., Serditov N. P. The new and rare species of *Carex* (*Cyperaceae*) for the flora of the Pechora-Ilych reservation 108
Komzha A. L., Amirkhanov A. M., Nikolayev I. A. New records of *Saxifraga columnaris* and *Saxifraga dinnikii* (*Saxifragaceae*) in the Northern Osetiya (the Great Caucasus) 113
Berkutenko A. N., Sasanova N. A. On the record of *Isŏetes maritima* (*Isŏetaceae*) in the Magadan region 115
Maslova I. I. The record of *Cenchrus pauciflorus* (*Poaceae*) in Crimea 118

METHODS OF THE BOTANICAL RESEARCH 120

Elina G. A., Yurkovskaya T. K. Methods of palaeohydrological regime determination as the basis for the objectivization of the causes of mire vegetation successions 120

CHROMOSOME NUMBERS 125

Stepanov N. V., Muratova E. N. Chromosome numbers in some species of higher plants of flora of the Krasnoyarsk region 125

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Агаджанян А. М. К вопросу об эволюции самосовместимости у покрытосеменных: геномные мутации 1
Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой 12
Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре северо-западной части Анюйского нагорья . . 30
Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц. Сравнительный структурно-функциональный анализ пустынных, степных и луговых растений Монголии 44

СООБЩЕНИЯ 60

Головнёва Л. Б., Герман А. Б. Новые данные о составе и возрасте флоры корякской свиты (Корякское нагорье, северо-восток России) 60
Гваладзе Г. Е., Ахалкаци М. Ш. О депрессии халазального конца зародышевого мешка покрытосеменных 71
Сорокин С. Н., Пунина Е. О. О кариосистематике *Zingeria biebersteiniana* (*Poaceae*) . . 75
Буданцев А. Л. Морфологические преобразования соцветий у видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) 79
Высоцкий В. А., Упадышев М. Т. Морфозы при клональном микроразмножении *Rubus occidentalis* и *Rubus fruticosus* (*Rosaceae*) 85
Басаргин Д. Д. Таксономическая самостоятельность *Saussurea oxyodonta* (*Asteraceae*) . . 91

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 98

Домбровская А. В. *Stereocaulon alpestre* comb. nov. (*Lichenes, Stereocaulaceae*) 98
Баррето А., Яковлев Г. П. Новый вид рода *Chamaecrista* (*Fabaceae — Caesalpinioideae*) с Кубы 100

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 102

Журбенко М. П., Тимдал Э. *Aspicilia excavata* (*Lichenes*) — новый для России вид лишайника с Пинежья 102
Макрый Т. В. Новые для флоры России лишайники из Байкальской Сибири 103
Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П. Новые и редкие для флоры Печоро-Илычского заповедника виды рода *Carex* (*Cyperaceae*) 108
Комжа А. Л., Амирханов А. М., Николаев И. А. Новые находки *Saxifraga columnaris* и *Saxifraga dinnikii* (*Saxifragaceae*) в Северной Осетии (Большой Кавказ) 113
Беркутенко А. Н., Сазанова Н. А. О находке *Isoëtes maritima* (*Isoëtaceae*) в Магаданской области 115
Маслова И. И. Находка *Cenchrus pauciflorus* (*Poaceae*) в Крыму 118

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 120

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот 120

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 125

Степанов Н. В., Муратова Е. Н. Числа хромосом некоторых видов высших растений флоры Красноярского края 125

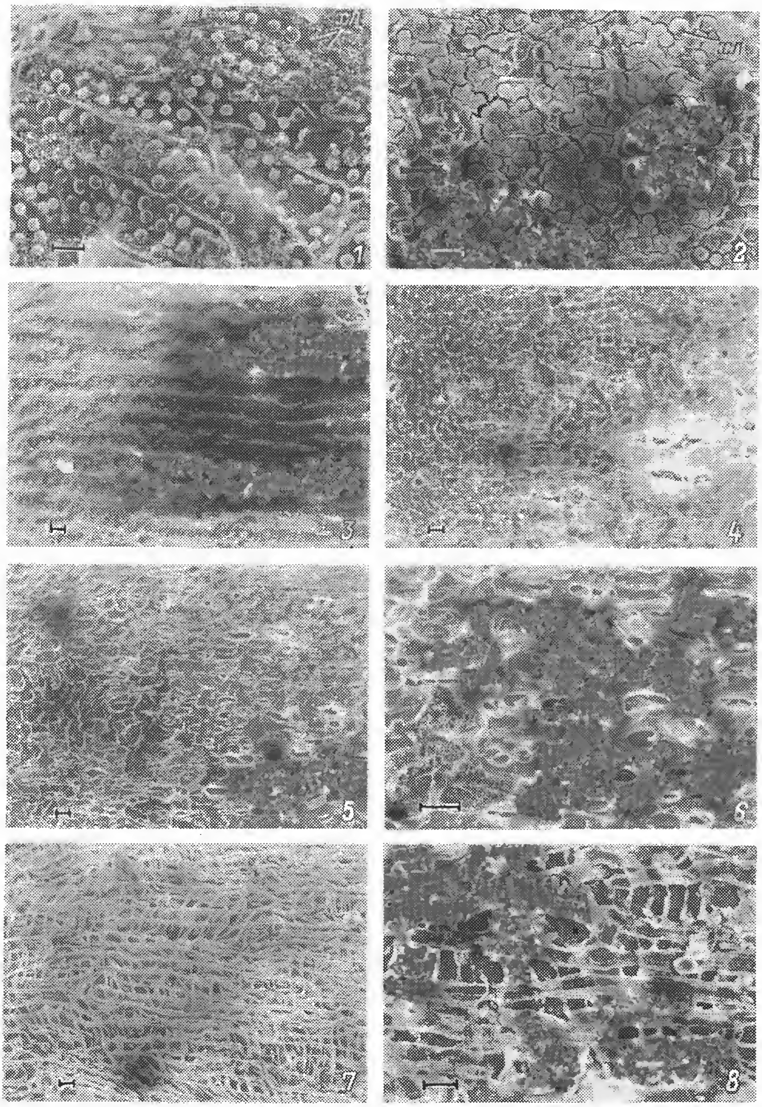


Таблица. Морфология поверхности семенной кожуры у представителей родов трибы *Parietarieae* (СЭМ).

1 — *Gesnouinia arborea*; *2* — *Soleirolia soleirolii*; *3, 4* — *Hemistylus boehmerioides* (плод 1-го морфотипа; *3, 4* — разные участки семени); *5, 6* — *H. boehmerioides* (плод 2-го морфотипа); *7* — *Hemistylus macrostachya*; *8* — *Rousselia humilis*. Масштабная линейка — 10 мкм; *хл* — хлоропласты.

К ст. Л. Б. Головневой, А. Б. Германа, с. 62

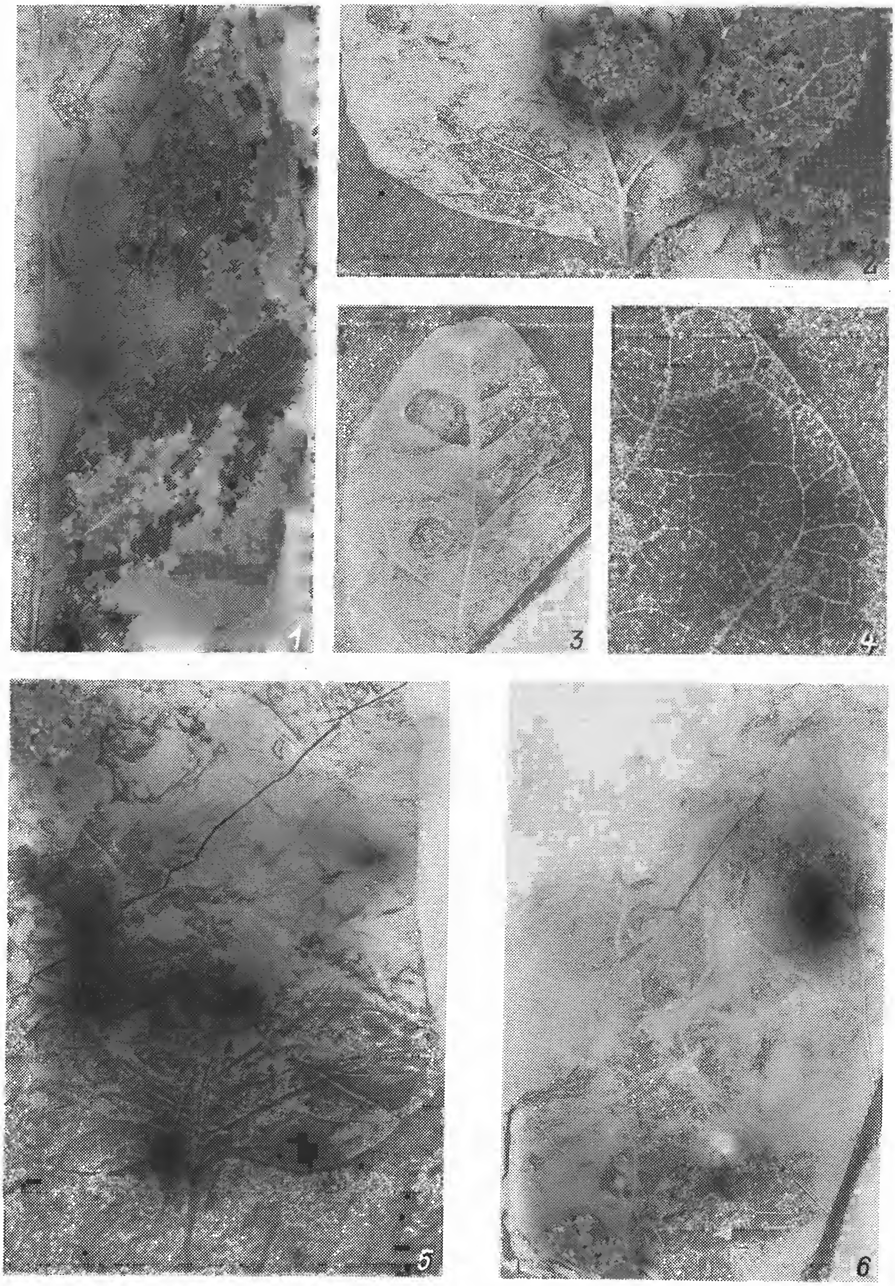


Таблица I. *Nyssa tshucotica*, колл. 967.

Образцы: *1* — 1182, *2* — 1201, *3* — 1197, *4* — 1198, *5* — 1415, *6* — 1204.

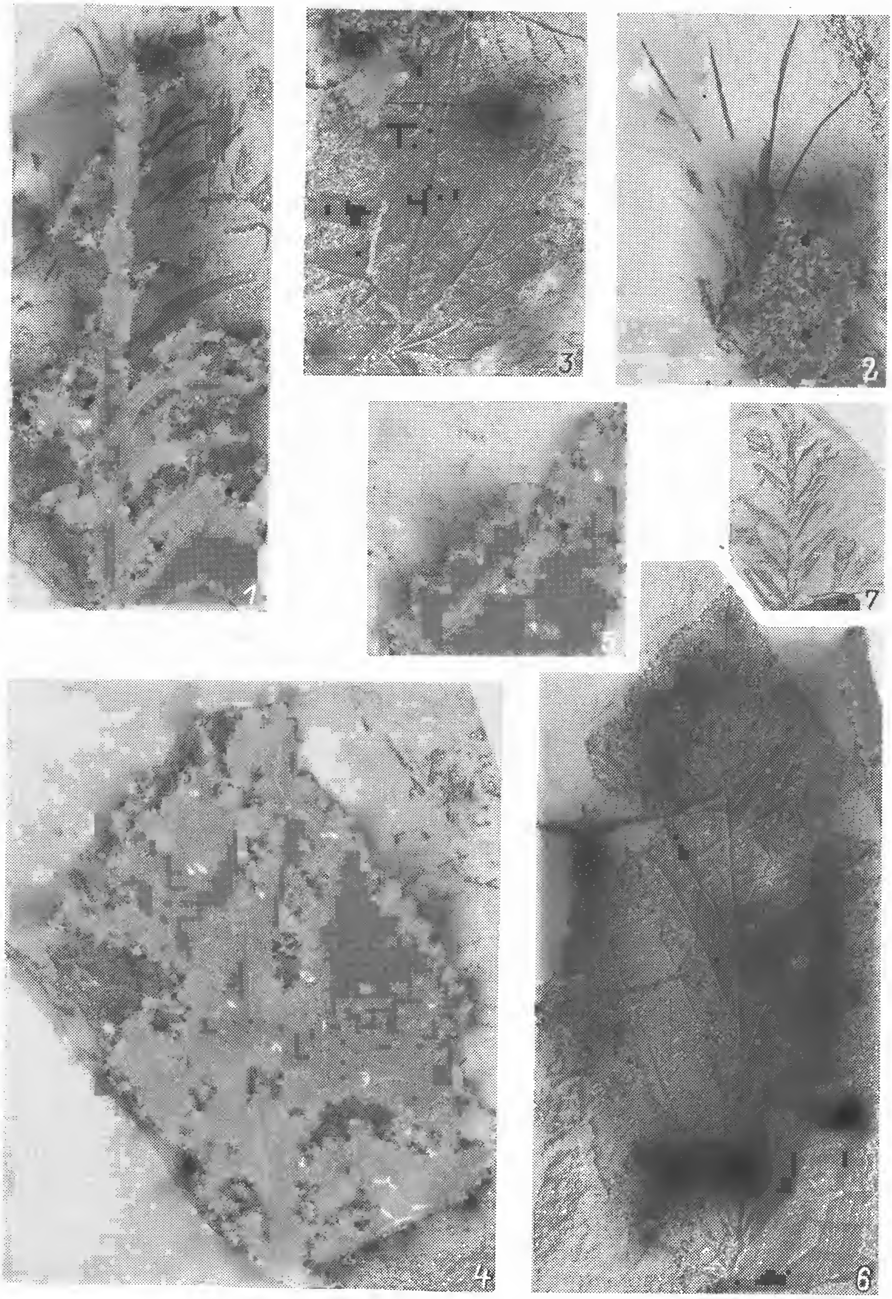


Таблица II.

1, *2* — *Elatocladus talensis*, колл. 4818, образцы: *1*—9 (голотип), *2* — 10; *3* — *Cissites volobuevae*, колл. 4818, обр. 6, голотип; *4*, *5* — *Trochodendroides emimensis*, колл. 1199, обр. 90, голотип: *4* — общий вид, *5* — краевые зубцы (×2.5); *6* — *Corylus beringiana*, колл. 1199, обр. 107; *7* — *Sequoia* sp., колл. 1199, обр. 33.

К с. 62

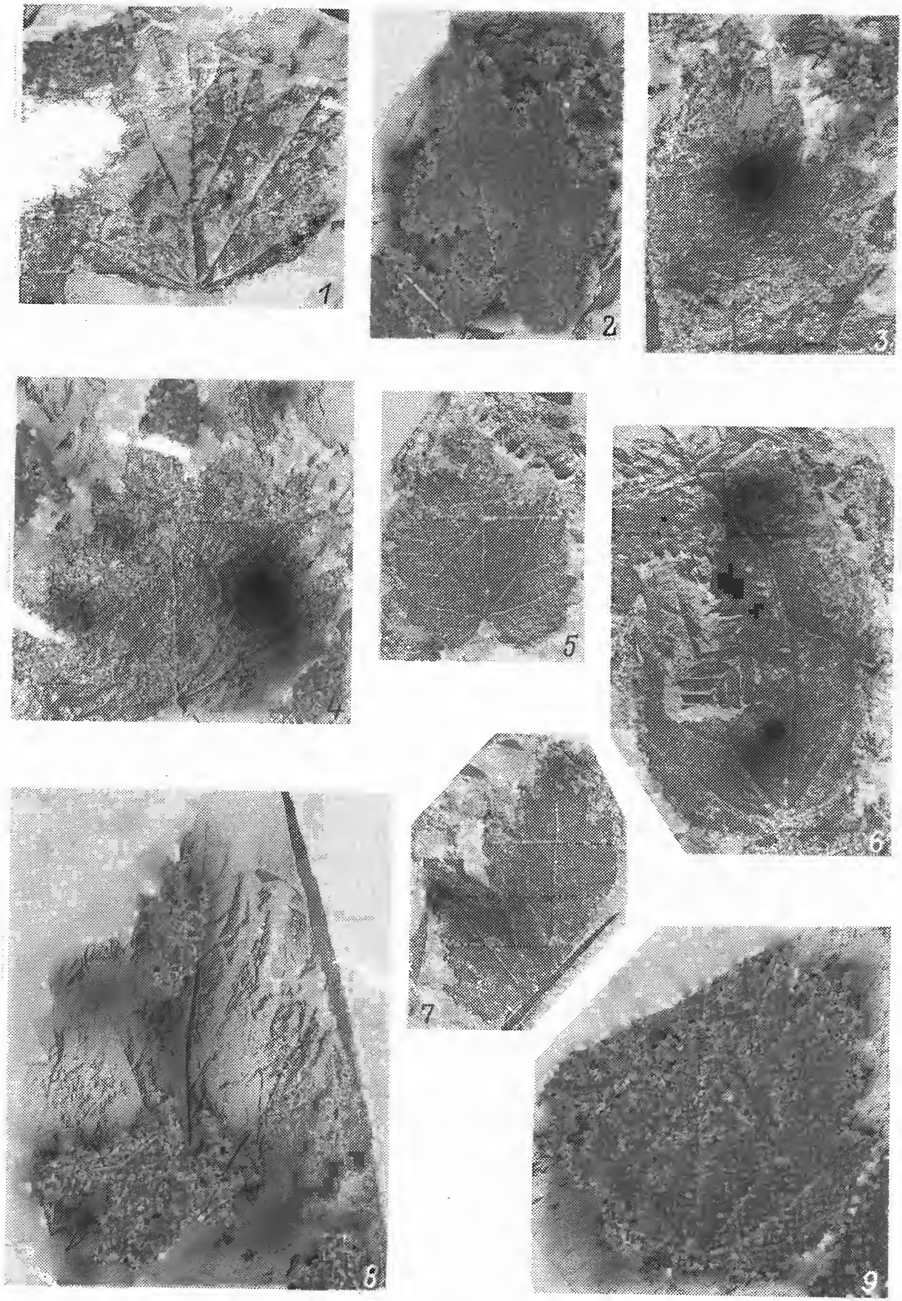


Таблица III. *Cissites volobuevae*.

1, 3—7, 9 — колл. 4818, образцы: *1* — 5, *3* — 20, *4* — 21, *5* — 3, *6* — 7, *7* — 4, *9* — 2; *2, 8* — колл. 1199, образцы: *2* — 84, *8* — 87.

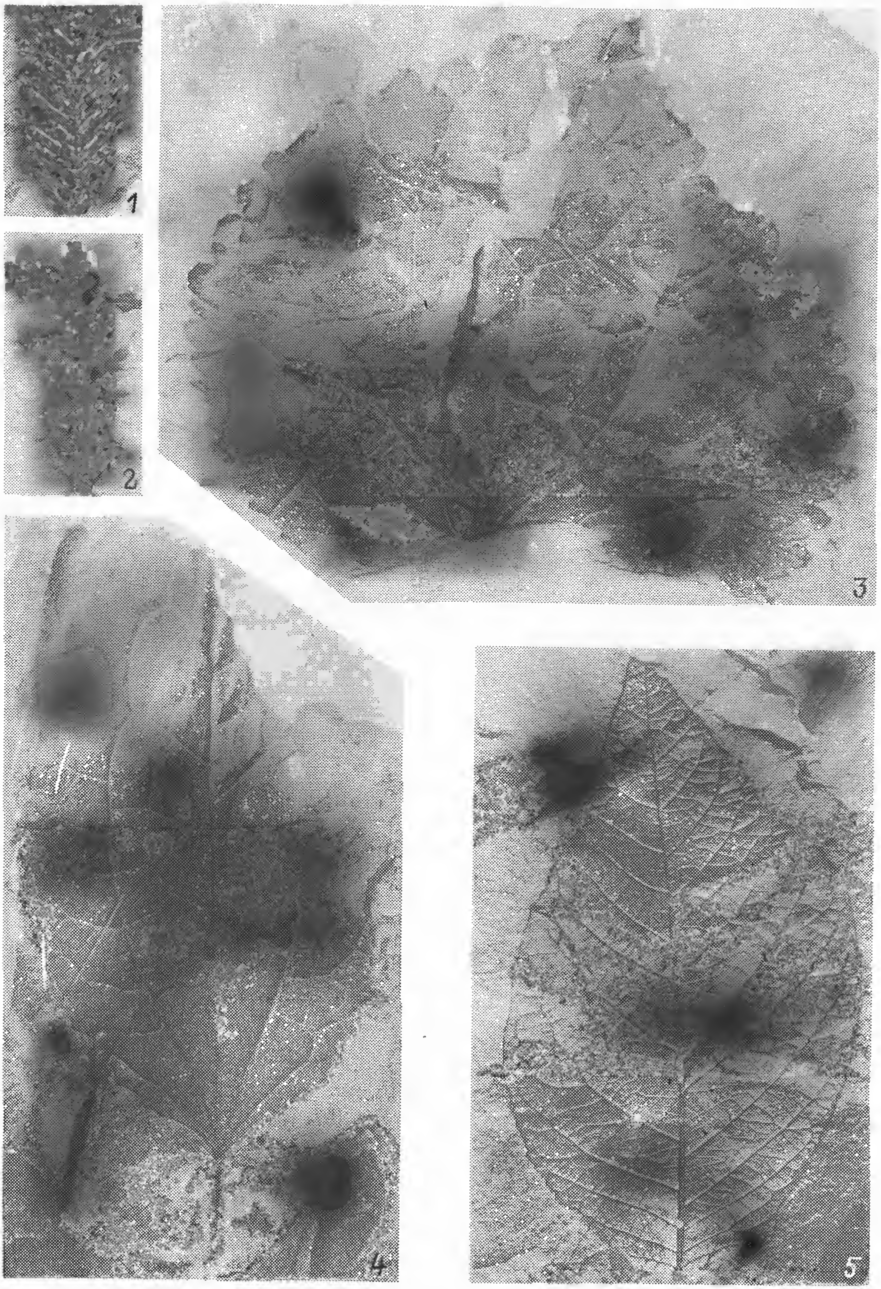


Таблица IV.

1 — Metasequoia occidentalis, колл. 4818, обр. 11; *2 — Microconium beringianum*, колл. 4818, обр. 12; *3 — Trochodendroides bidentata*, колл. 1199, обр. 137; *4 — T. lamutensis*, колл. 1199, обр. 45; *5 — Celastrinites septentrionalis*, колл. 4818, обр. 13.

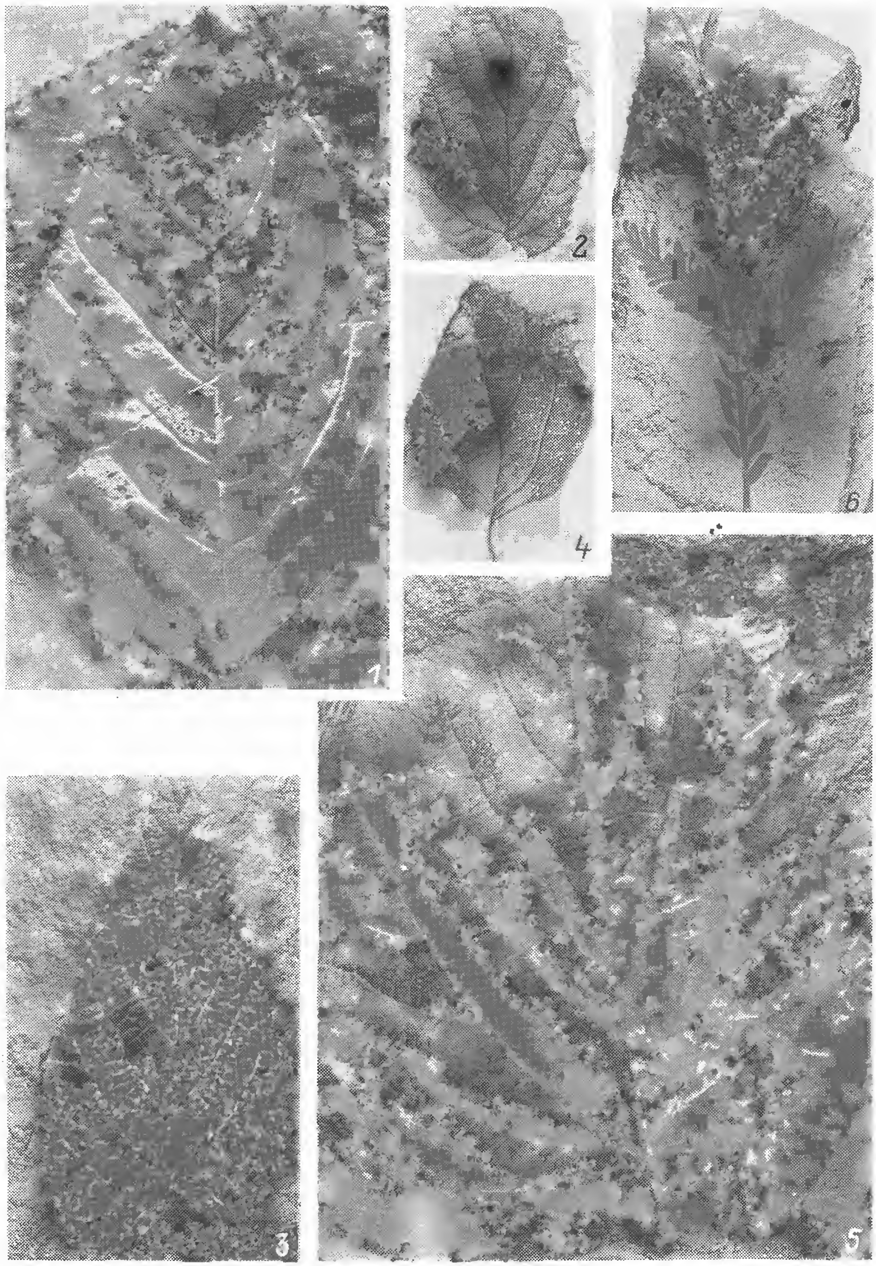


Таблица V.

1 — Rarytkinia aff. *terechovae*, колл. 4818, обр. 1; *2, 3 — Corylus beringiana*, колл. 4818, образцы: *2* — 14, *3* — 15; *4, 5 — Platanus raynoldsii*: *4* — колл. 1199, обр, 141, *5* — колл. 4818, обр. 16; *6 — Metasequoia occidentalis*, колл. 4818, обр. 17.

К ст. Г. Е. Гваладзе, М. Ш. Ахалкаци, с. 72

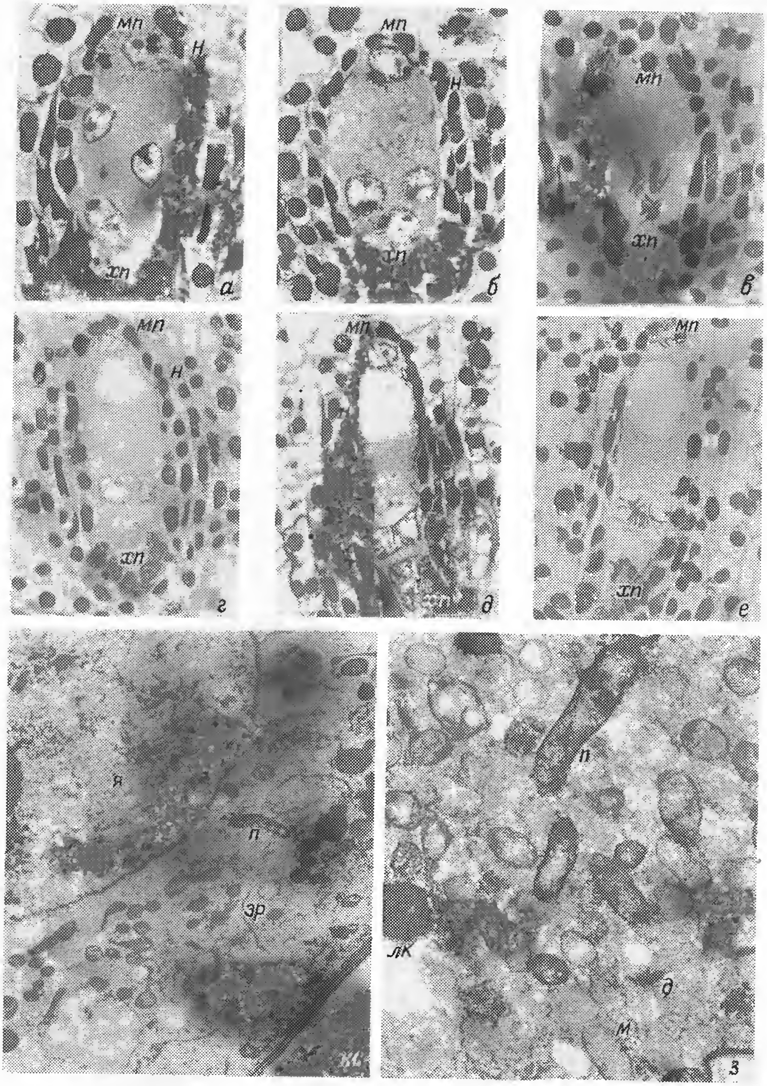


Таблица I.

а — первично 4-ядерная стадия у *Fritillaria caucasica*, начало перераспределения ядер, ×800; *б* — распределение ядер 1 : 3 у *F. caucasica*, ×800; *в* — первое митотическое деление в ходе мегагаметогенеза у *F. caucasica*, все 3 халазальных гаплоидных ядра делятся нормально, ×800; *г* — вторично 4-ядерная стадия у *F. caucasica*, 2 халазальных триплоидных ядра различаются между собой по форме, ×800; *д* — вторично 4-ядерная стадия у *Tulipa eichleri*, нижнее халазальное триплоидное ядро хроматинизировано сильнее верхнего триплоидного ядра, ×800; *е* — второе митотическое деление в ходе мегагаметогенеза у *T. eichleri*, наблюдается агглютинация хромосом в метафазе деления нижнего триплоидного ядра, ×800; *ж* — ядро и цитоплазма в халазальной части на первично 4-ядерной стадии у *F. caucasica*, ×6000; *з* — фрагмент цитоплазмы халазальной части на первично 4-ядерной стадии у *F. caucasica*, ×18 000. *д* — диктиосома, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *мп* — микропилярный полюс, *н* — нуцеллус, *п* — пластида, *хп* — халазальный полюс, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *я* — ядро.

К с. 73

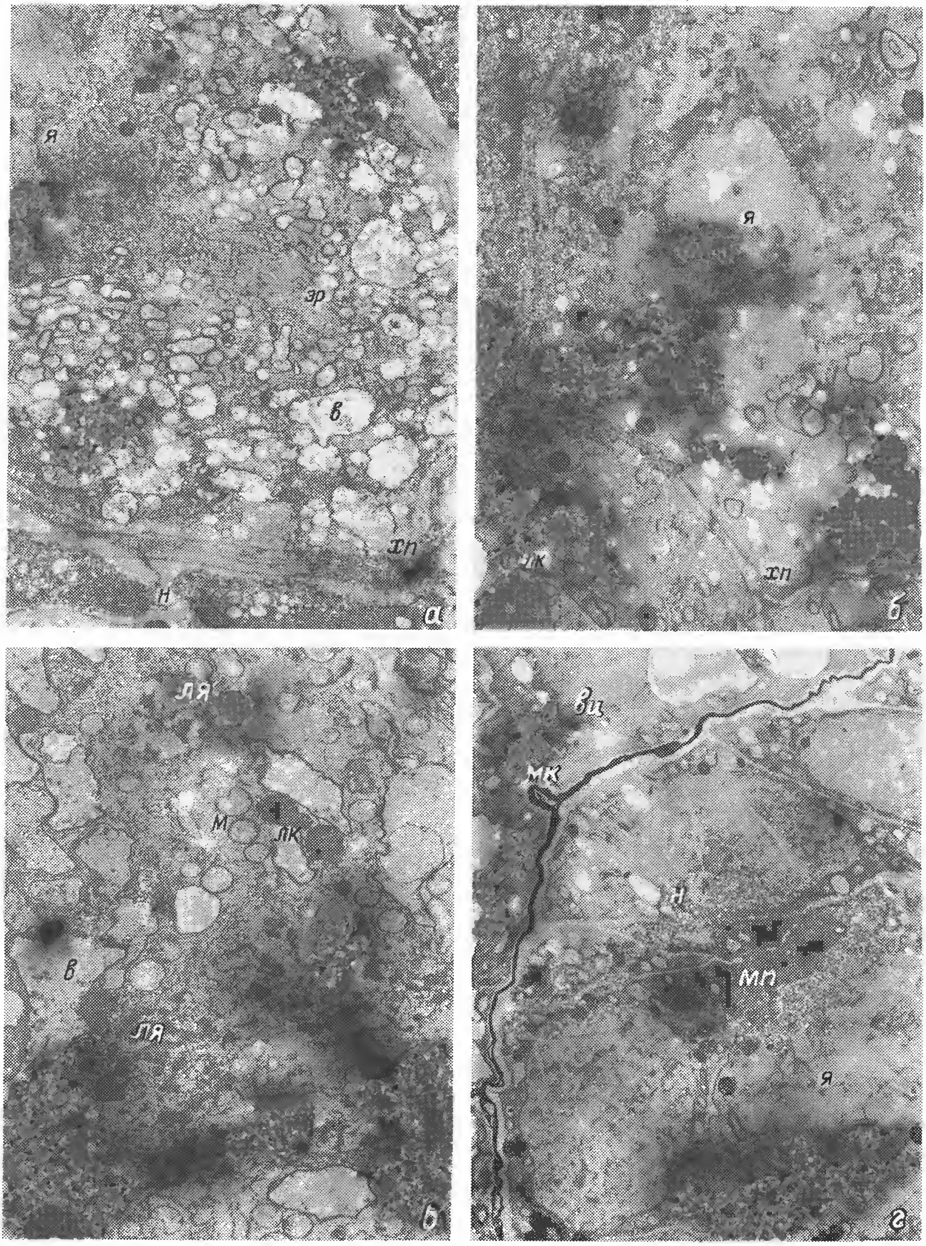


Таблица II.

а — ядро и цитоплазма в халазальной части в профазе первого митотического деления в ходе мегагаметогенеза у *Gagea anisanthos*, ×6000; *б* — ядро и цитоплазма в халазальной части в профазе второго митотического деления в ходе мегагаметогенеза у *F. caucasica*, ×5000; *в* — фрагмент антиподы у *F. caucasica*, видны лопасти триплоидного ядра, ×12 000; *г* — микропилярный участок в профазе второго митотического деления у *F. caucasica*, ×3000. *в* — вакуоль, *ви* — внутренний интегумент, *ля* — лопасть ядра, *мк* — микропиле. Остальные обозначения те же, что и на табл. I.

Индекс
70056

ISSN 0006-8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 7. 1—128.